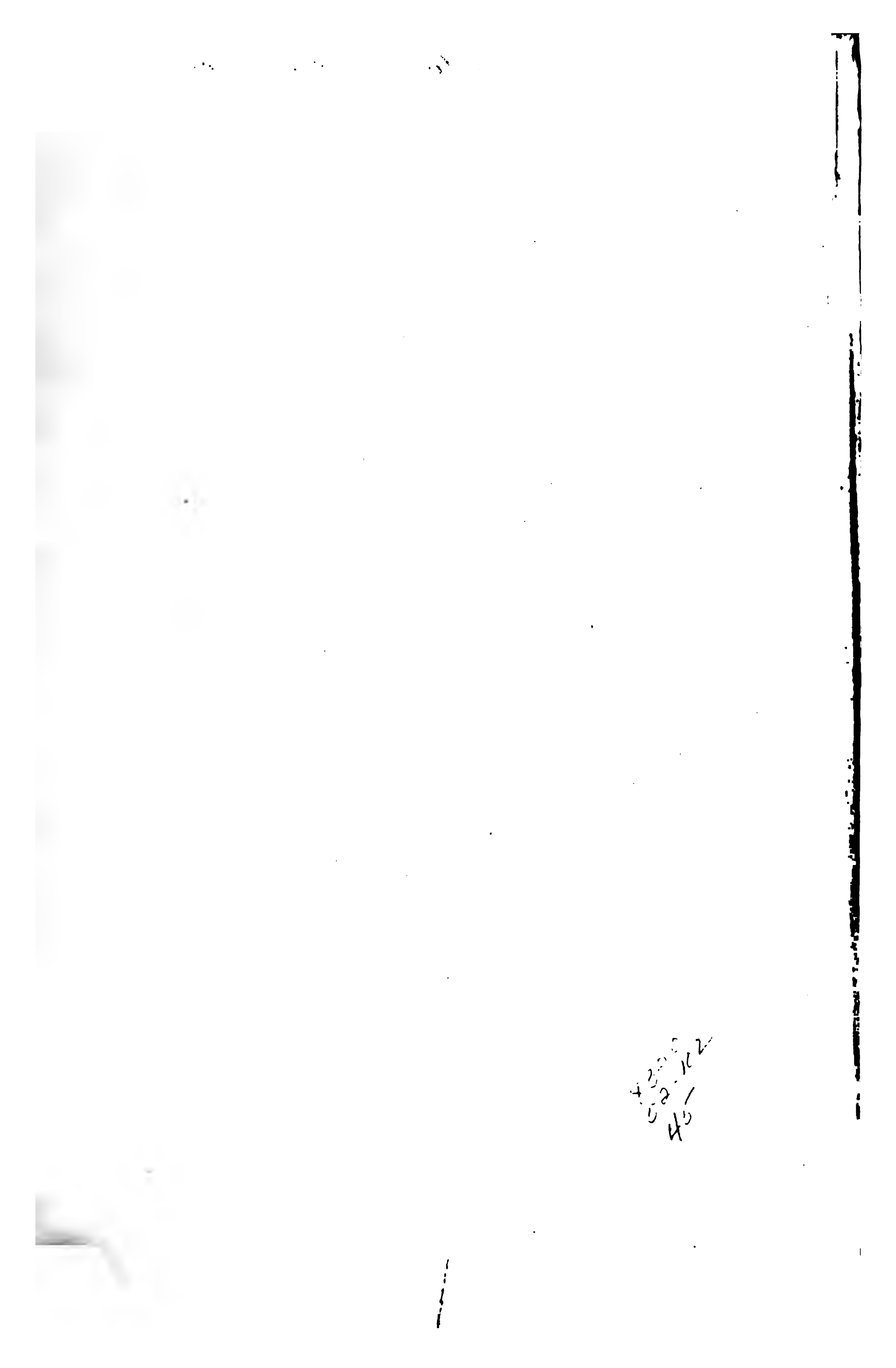

The Gift of Friends
19 17
H M
From the Library of
Hugo Münsterberg
Professor of Psychology
1892–1916
Harvard College
Library

LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN.

VIERTE AUFLAGE.



Hugo Münsterberg.

LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN.

VON

DR. WILHELM WUNDT,

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU LEIPZIG.

VIERTE UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 170 IN DEN TEXT GEDRUCKTEN HOLZSCHNITTEN.

STUTTGART.

VERLAG VON FERDINAND ENKE.

1878.

Druck von Gebrüder Kröner in Stuttgart.

Vorwort.

Der Aufgabe des Lehrbuchs, den Anfänger in die Wissenschaft einzuführen und den Vorgerückteren auf die Hülfsmittel selbständiger Forschung hinzuweisen, sucht auch das vorliegende Werk nach Kräften gerecht zu werden. Bei den vielfachen Umwandlungen, die manche Capitel unseres physiologischen Wissens fortwährend erfahren, und bei dem lückenhaften Zustand, der andere sich nur schwer einer systematischen Darstellung fügen lässt, wird der billige Beurtheiler um so mehr geneigt sein, die Mängel dieses Versuchs zu entschuldigen, als die Grenzen des Lehrbuchs der Kritik nur in ihren Resultaten, kaum andeutungsweise in ihrer Begründung einen Raum gönnen durften. Der Berichterstatter, der eine umfassende Einsicht in seine Acten nicht geben kann, muss aber um so mehr eine treue und unparteiische Darstellung sich zur Pflicht machen. Ich darf wohl versichern, dass ich diese Pflicht nach bestem Wissen zu erfüllen gesucht habe.

Neben dem didaktischen Zweck hat den Verfasser bei seinem Unternehmen die Absicht geleitet, seine systematischen Anschauungen über das physiologische Lehrgebäude im Zusammenhang darzustellen. Dies gilt vorzugsweise für denjenigen Theil des Werkes, welcher die allgemeine Physiologie behandelt. In ihm wünschte ich die Grundlinien einer organischen Physik anzudeuten, deren Ausbau, wie ich glaube, für die nächsten Jahrzehende eine der wesentlichsten Aufgaben unserer Wissenschaft ist. Der Verfasser gesteht, dass die

letztere Absicht ihn hauptsächlich zu seiner Arbeit angeregt hat, und gerne möchte er hoffen, dass dieses selbständigere Interesse auch für den nächsten Zweck des Lehrbuchs nicht ganz ohne Förderung geblieben sei.

Heidelberg, im Februar 1865.

Die vierte Auflage dieses Lehrbuchs ist in allen Theilen sorgfältig durchgesehen und, soweit dies die neueren Fortschritte der Wissenschaft verlangten, umgearbeitet worden. Eingehendere Veränderungen haben namentlich einzelne Paragraphen der allgemeinen Physiologie, der Lehre vom Blutkreislauf und der Athmung, sowie im zweiten Abschnitt die physiologische Optik und die Physiologie der Centralorgane erfahren.

Leipzig, im Februar 1878.

W. Wundt.

Inhalt.

Seite

Einleitung.

§. 1. Begriff und Aufgabe der Physiologie.

Die Physiologie ist die Wissenschaft von den Lebenserscheinungen der Organismen. Die Erklärung dieser Erscheinungen ist ihre Aufgabe.

Das nächstgehende Interesse und practische Bedürfnisse haben die physiologische Untersuchung vorzugsweise den Lebenserscheinungen des Menschen zugewandt. Die Physiologie des Menschen erkennt aber die allgemeine oder vergleichende Physiologie der Organismen als ihre Grundlage an.

Zur näheren Feststellung der wissenschaftlichen Aufgabe der Physiologie ist eine vorläufige Begriffsbestimmung der Lebenserscheinungen erforderlich. Wir beobachten nun, dass jeder lebende Organismus sich selbst erhält auf dem Weg der Ernährung, dass er eine Entwicklung durchläuft und in der Regel auf einer seiner Entwicklungsstufen sich fortpflanzt, dass endlich viele Organismen sich aus innerem Antrieb bewegen und aus ihren Bewegungen schliessen lassen auf die Fähigkeit der Empfindung und der psychischen Thätigkeit. Ernährung, Entwicklung und Fortpflanzung, Bewegung, Empfindung und psychische Thätigkeit bezeichnen wir daher als die hauptsächlichsten Lebenserscheinungen.

Die Auffassung der Lebenserscheinungen hat, wie die Geschichte der Wissenschaft lehrt, verschiedene Entwicklungsstadien zurückgelegt. So lange man das Leben nur unvollkommen in seine einzelnen Aeusserungen getrennt hatte, fasste man dasselbe meistens als die Wirkung einer einzigen, der organisirten Materie eigenthümlichen Lebenskraft auf. Nachdem man die Functionen der Ernährung, Fortpflanzung, Empfindung und Bewegung schärfer von einander geschieden hatte, zerfiel auch die

Lebenskraft in eine Reihe besonderer Kräfte: man sprach von der vegetativen Kraft, von einem Bildungs- und Wachsthumstrieb, von dem Vermögen der Empfindung und der Reizbarkeit. Indem aber endlich diese Functionen eingehender zergliedert wurden, gelangte man allmälig zu der Erkenntnis dass sie ebenfalls immer erst aus einem verwickelten Zusammenwirken einfacherer Ursachen hervorgehen. In vielen Fällen ist der Nachweis gelungen, dass die einfachsten Vorgänge, zu welchen schliesslich die Analyse der physiologischen Functionen uns führt, mit Erscheinungen übereinstimmen, die in der allgemeinen Physik und Chemie ihre Erklärung finden. Die heutige Physiologie geht daher durchweg von der Voraussetzung aus, dass die Gesetze, die das Leben der Organismen bestimmen, mit den allgemeinen Naturgesetzen zusammenfallen.

Diejenige Ansicht, welche die Lebenserscheinungen auf eine Lebenskraft oder auf mehrere, den Organismen specifische Kräfte zurückführt, pflegt man als die Ansicht des Vitalismus zu bezeichnen. Da für alle Vitalkräfte ein zweckthätiges Wirken vorausgesetzt wird, so bildet der Vitalismus einen Ausläufer der ursprünglich auch in der unorganischen Naturlehre herrschend gewesenen teleologischen Naturansicht oder jener Anschauung, welche die Natur aus ihren Zwecken zu begreifen sucht. Die jetzt zur Herrschaft gelangte Auffassung dagegen, die man als die physikalische oder mechanistische zu bezeichnen pflegt, ist aus der in den verwandten Zweigen der Naturwissenschaft schon länger zur Geltung gekommenen causalen Naturansicht entsprungen, welche die Natur als einen einzigen Zusammenhang von Ursachen und Wirkungen ansieht, wobei als letzte Gesetze, nach denen die natürlichen Ursachen wirken, sich stets die Grundgesetze der Mechanik ergeben. Die Physiologie erscheint daher als ein Zweig der angewandten Naturlehre. Ihre Aufgabe erkennt sie darin, die Lebenserscheinungen auf die allgemeinen Naturgesetze, also schliesslich auf die Grundgesetze der Mechanik zurückzuführen. Indem die heutige Physiologie diesen Standpunkt einnimmt, ist sie übrigens weit davon entfernt zu leugnen, dass die Functionen der Organismen auf bestimmte Zwecke gerichtet sind. Vielmehr sieht sie die Erkenntniss dieser Zwecke immer als ihre nächstliegende Aufgabe an. Aber wie die theoretische Maschinenkunde die Wirkung einer Maschine noch lange nicht für erklärt hält, wenn sie deren Zwecke kennt, ebenso sieht die Physiologie in der Kenntniss der Zwecke, welchen die natürliche Maschine des Thier- und Pflanzenkörpers dient, den Anfang, nicht das Ende ihrer Untersuchungen.

Bis in die neuere Zeit war der Vitalismus unter den Physiologen die herrschende Lehre, obgleich schon frühe die mechanistische Ansicht einzelne Vertreter fand, und obgleich mehr und mehr die Anhänger des Vitalismus im Einzelnen physikalische und chemische Erklärungen zuliessen. Aus der Zahl jener Fortschritte der Erkenntniss, welche schliesslich der mechanistischen Ansicht zum Sieg verhalfen, lassen sich als die entscheidendsten wohl die folgenden drei bezeichnen: die Entdeckung des Blutkreislaufs durch Harvey (1628), der Nachweis der stöchiometrischen Gesetze für die organischen Verbindungen und die hierauf gegründete Schöpfung der organischen Chemie durch Berzelius (1808—18), und endlich der Nachweis des Princips der Erhaltung der Kraft, als eines auch die lebende Natur umspannenden allgemeinen Naturgesetzes durch J. R. Mayer (1842).

§. 2. **Methoden und Hülfsmittel der Physiologie.**

Indem die Physiologie aus den Erscheinungen des Lebens die Gesetze desselben zu entwickeln sucht, benützt sie, wie jede erklärende Naturwissenschaft, zwei Hülfsmittel der Untersuchung: die Beobachtung und das Experiment.

Mit der Beobachtung beginnt jede Naturwissenschaft, aber da die Erscheinungen selten so einfach sind, dass die blosse Beobachtung zu ihrer vollständigen Zergliederung genügt, so kann auch die Beobachtung allein fast niemals zur Feststellung der Gesetze der Erscheinungen gelangen. Trotzdem ist man in einzelnen Theilen der Physiologie, wie z. B. in den Capiteln über die Fortpflanzung und Entwicklung der Organismen, bis jetzt fast vollständig auf die Beobachtung beschränkt geblieben. Um diesen Nachtheil einigermassen auszugleichen, muss die physiologische Untersuchung namentlich in diesen dem Experimente unzugänglichen Gebieten den Beobachtungsmethoden die möglichste Ausbildung geben. Dies geschieht theils durch Schärfung der Hülfsmittel, theils durch Ausdehnung der Beobachtungen auf eine grosse Zahl von Organismen. In ersterer Beziehung hat das Mikroskop, in letzterer die vergleichende Anatomie für die Physiologie die grösste Bedeutung gewonnen.

Das Experiment setzt sich die Aufgabe, die Ursachen der Erscheinungen zu ermitteln und die Gesetze festzustellen, nach welchen die Ursachen wirken. Die experimentelle Methode löst diese Aufgabe, indem sie nach einander die sämmtlichen Bedingungen verändert, von welchen eine Erscheinung abhängig sein kann. In derjenigen Bedingung, deren Veränderung die Erscheinung selber verändert, erkennt sie eine Ursache der letztern. Des Gesetz aber, nach welchem eine Ursache wirkt, ermittelt die experimentelle Methode, indem sie in einem bestimmten Maasse die verursachende Erscheinung ändert und dann den Grad der Veränderung misst, den hierdurch die verursachte Erscheinung erfährt.

Es ist hieraus leicht ersichtlich, dass die erfolgreiche Anwendung der experimentellen Methode um so schwieriger ist, je verwickelter, d. h. von einer je grösseren Zahl von Ursachen abhängig die Erscheinungen sind, mit denen man es zu thun hat. Jeder experimentelle Eingriff kann dann leicht auf mehrere Bedingungen verändernd wirken und so das Resultat trüben. Die Trennung der Ursachen und die ihr entsprechende Trennung der complicirten Erscheinung in die einfacheren Vorgänge, die sie zusammensetzen, hat daher oft mit den grössten Schwierigkeiten zu kämpfen. Die Auffindung der Ursachen ist als die qualitative, die Auffindung der Gesetze, nach welchen die Ursachen wirken, als die quantitative Aufgabe der experimentellen Untersuchung zu bezeichnen. Das volle Verständniss der Processe kann immer erst durch die Erledigung der letzteren Aufgabe gewonnen werden.

Das physiologische Experiment hat zwei Hauptrichtungen: Dasselbe kann erstens die Bedingungen zu erforschen suchen, von welchen die complicirten Leistungen abhängig sind, die wir am lebenden Organismus beobachten; dies geschieht durch die Vivisection, unter welcher man jede willkürliche Veränderung, Störung oder Aufhebung der Function eines Organs oder Organtheils am lebenden Organismus versteht. Das Experiment kann sich sodann zweitens die Aufgabe setzen, die einfachen Processe zu studiren, durch deren Zusammenwirken erst die complicirten Leistungen des Organismus entstehen. Da jene einfachen Processe immer physikalische oder chemische Vorgänge sind, so ist es das physikalische und chemische Experiment, das hier als Hülfsmittel dient.

Naturgemäss muss die experimentelle Untersuchung in der Physiologie immer mit der Vivisection beginnen. Diese hat zunächst festzustellen, ob ein bestimmtes Organ oder Gewebe eine bestimmte Leistung ausführt. Ist dies ermittelt, so hat das physikalische und chemische Experiment die Leistung näher zu zergliedern, indem es das functionirende Organ oder Gewebe in Bezug auf die physikalischen und chemischen Vorgänge, die in ihm thätig sind, erforscht und dann wo möglich auch ausserhalb des Organismus die gleichen Bedingungen herzustellen sucht, um durch sie die gleichen Erscheinungen hervorzubringen.

Einige Beispiele mögen das gegenseitige Verhältniss dieser experimentellen Methoden näher erläutern. Es handle sich darum zu entscheiden, ob ein gewisser Nerv Empfindungs- oder Bewegungsnerv ist. Der Experimentator wird den Nerven mechanisch oder elektrisch reizen, er wird ihn durchschneiden, er wird dann beobachten, ob im ersten Fall das Thier Schmerz äussert oder ob einzelne Muskeln in Zuckung gerathen, und ob im zweiten Fall eine Empfindungs- oder Bewegungslähmung eintritt. Wurde so durch die Vivisection z. B. ermittelt, dass der Nerv ausschliesslich der Bewegungsnerv eines bestimmten Muskels ist, so ist aber damit noch nicht dargethan, warum der Nerv den Muskel zur Contraction erregen und der Muskel in Contraction gerathen kann. Um diese Frage zu beantworten, bedarf es der Untersuchung der physikalischen Processe in dem Nerven und in der Muskelsubstanz, welche jene Function möglich machen. Hier ist man also von der Vivisection auf das physikalische Experiment verwiesen. Es handle sich in einem andern Fall um die Frage, ob der Magen genossene Eiweisssubstanzen verdaut: der Experimentator wird ein Thier mit solchen Substanzen füttern, es nach einiger Zeit seciren und nachforschen, ob jene schon im Magen in verdautem Zustand vorhanden sind. Hat sich dies durch die Vivisection bestätigt, und will er nun weiterhin ermitteln, wodurch der Magen seine verdauende Kraft empfängt, so wird er zunächst das Secret des Magens chemisch analysiren und dann die Bestandtheile, die er vorfindet, einzeln auf ihre verdauende Kraft gegen Eiweiss prüfen. Hier führt also die Vivisection zu dem chemischen Experiment über. Nachdem das letztere mit den vom Organismus gelieferten Secreten gelungen ist, wird der Physiologe dasselbe mit Flüssigkeiten versuchen, die er jenen Secreten nachgebildet hat: er wird ausserhalb des Organismus aus den gleichen Bedingungen die gleichen Erscheinungen erzeugen. Die künstliche

Nachbildung der Naturerscheinungen ist immer das letzte Ziel der experimentellen Methode.

Eine ähnliche Bedeutung wie die Vivisection hat die pathologische Beobachtung, die, obgleich Beobachtung, häufig dem Experiment gleichwerthig ist. Während die Vivisection absichtlich die Functionen stört oder aufhebt, benützt die pathologische Beobachtung Störungen und Unterbrechungen der Function, die sich zufällig, durch Erkrankung der Organe, ihr darbieten. Die pathologische Beobachtung ist aber dadurch der Vivisection gegenüber im Nachtheil, dass sie meistens in umgekehrter Reihenfolge die Untersuchung anstellen muss, da ihr während des Lebens oft nur die Functionsstörung bekannt ist, sie die organischen Veränderungen, welche dieselbe bedingen, aber erst nach dem Tode auffinden kann. Die pathologische Beobachtung ersetzt die Vivisection namentlich überall da, wo es sich um die Untersuchung des menschlichen Organismus handelt.

Die Vivisection und das physikalisch-chemische Experiment haben sich in der Physiologie nicht immer friedlich vertragen. Beide sind oft einseitig cultivirt worden, und die Vivisectoren haben dann ebenso wie die Vertreter des physikalischen oder chemischen Experimentes ihre Methode als die einzig richtige gepriesen. In der That muss nun die experimentelle Methode in jedem Gebiete der Physiologie mit der Vivisection den Anfang machen, in jedem aber führt ebenso sicher die Vivisection zu dem physikalischen oder chemischen Experimente über. Beide ergänzen sich und streng genommen kann von verschiedenen Methoden überhaupt nicht die Rede sein, sondern es gibt nur eine einzige experimentelle Methode, die aber je nach der Stufe der Untersuchung verschiedene Hülfsmitttel nöthig macht.

§. 3. Eintheilung der Physiologie.

Die Physiologie kann die Eintheilung ihres Gegenstandes entweder nach der Gleichartigkeit der elementaren Vorgänge ausführen, oder sie kann die Leistungen des Organismus nach der Gleichartigkeit ihrer Zwecke zusammenstellen.

Die Betrachtung der elementaren Vorgänge in den Organismen hat zunächst die allen Organismen gemeinsamen Eigenschaften und Functionen darzulegen und hieraus die wesentlichsten Unterschiedsmerkmale der belebten von der unbelebten Natur zu entwickeln. Sie hat sodann zu untersuchen, inwiefern jene Vorgänge in den verschiedenen Organismen abweichen, und hieraus die manchfachen gegenseitigen Beziehungen der organischen Wesen abzuleiten. Da somit diese Betrachtung der elementaren Vorgänge die Ermittelung der allgemeinen Lebensfunctionen und der durch dieselben erzeugten Wechselwirkungen der Organismen zu ihrem Ziel hat, so bezeichnen wir dieselbe als die allgemeine Physiologie.

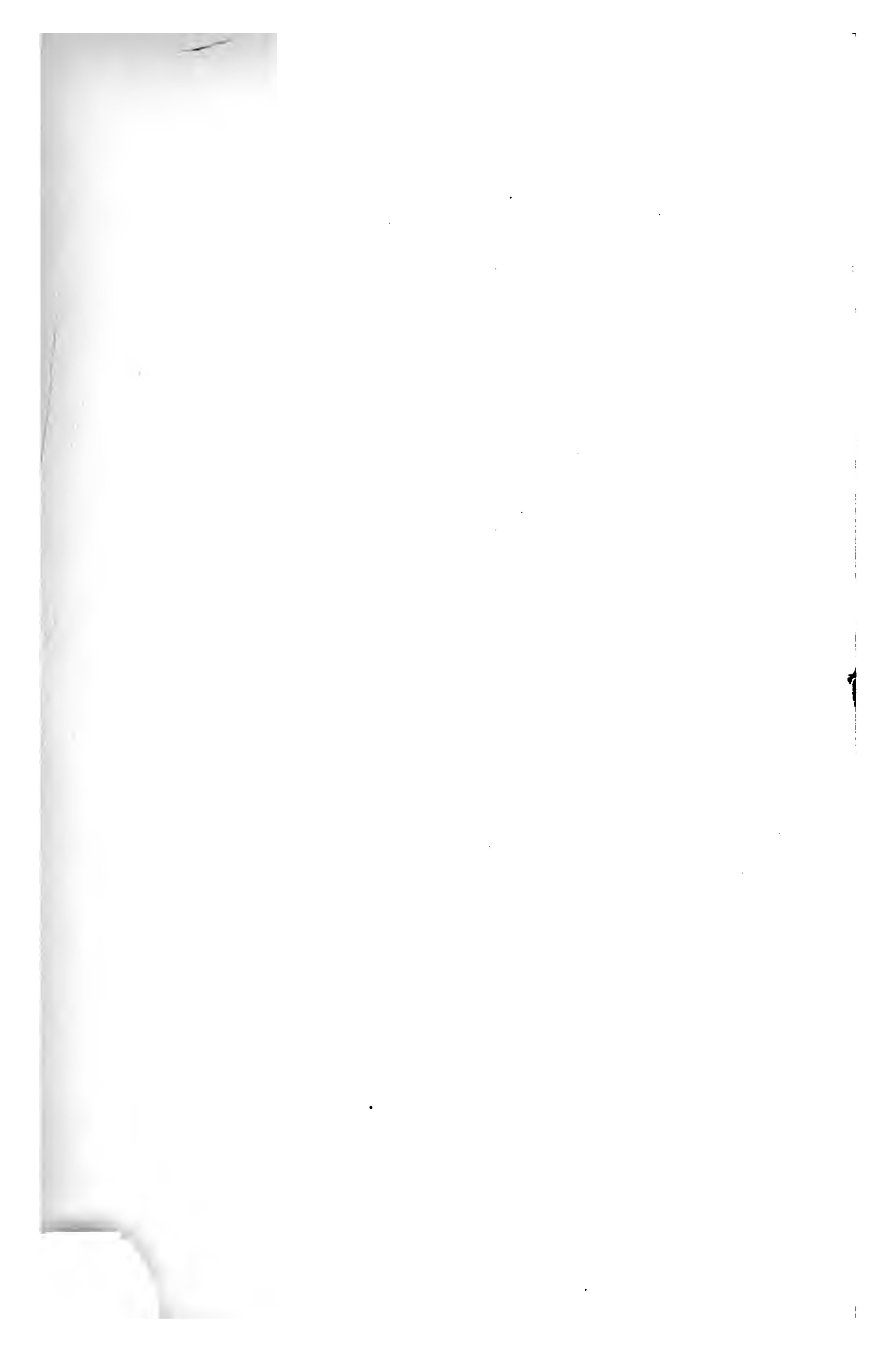
Die Untersuchung der Leistungen der Organismen nach ihren Zwecken kann solche Functionen unterscheiden, die allen organischen Wesen gemeinsam sind, und solche, die nur bei einem Theil derselben nachzuweisen sind. Die ersteren sind: die Erhaltung des individuellen Organismus

durch die Ernährung und die Erhaltung der Generation durch die Vorgänge der Zeugung und Entwicklung. Die letzteren sind: die Empfindung, die Bewegung und die an diese beiden sich anschliessenden psychischen Functionen. Die Ernährung und Zeugung pflegt man vegetative Functionen, die Empfindung und Bewegung animale Functionen zu nennen. Da die Betrachtung der Lebenserscheinungen nach ihren Zwecken unmittelbar zur Zergliederung der speciellen Functionen des einzelnen Organismus führt, so bezeichnen wir dieselbe als die specielle Physiologie, und wir gehen in ihr vorzugsweise von der Untersuchung des menschlichen Organismus aus.

Der Stoff, den wir abzuhandeln haben, zerfällt sonach in folgende Abtheilungen:

1) in die allgemeine Physiologie, die sich mit der Ermittelung der allgemeinen Lebensfunctionen und der durch dieselben erzeugten Wechselwirkungen der organischen Wesen beschäftigt, und
2) in die specielle Physiologie, die von den einzelnen Lebensverrichtungen des menschlichen Organismus zu handeln hat, und zwar:
   erstens von der Ernährung,
   zweitens von den animalen Functionen,
   drittens von der Zeugung und Entwicklung.

Allgemeine Physiologie.



I. Zusammensetzung und Aufbau der Organismen.

Jeder Organismus kann in letzte Elemente zergliedert werden, die in ihrer Beschaffenheit und nächsten Zusammenfügung nicht verschieden sind von den Elementen, aus denen alle Materie besteht. Die physikalischen Eigenschaften der Organismen zwingen uns zu der Annahme, dass sie, wie alle Körper, aus wägbaren Atomen zusammengesetzt sind, d. h. aus kleinsten Masseltheilchen, welche nicht mehr weiter zerlegt werden können und gegenseitige Anziehungskräfte auf einander ausüben. Wir nehmen ferner an, dass in den organisirten Körpern, wie in allen andern, zwischen den Atomen eine Materie von unmerklichem Gewichte sich befindet, der Aether, der ebenfalls in discrete Theilchen zerfällt, welche von den wägbaren Atomen angezogen werden, sich gegenseitig aber abstossen. Indem die atomistische Hypothese die Grundeigenschaften aller Körper erklärt, erklärt sie auch die Eigenschaften der Organismen, insofern dieselben physische Körper sind und als solche Schwere, Cohäsion, Farbe, Wärme u. s. w. besitzen.

Die chemische Analyse zeigt, dass die einfachen Stoffe, aus denen die Organismen bestehen, sich überall verbreitet in der Natur finden, und dass kein einziger derselben den Organismen ausschliesslich eigen ist. Die chemischen Elemente, die den Thier- und Pflanzenkörper hauptsächlich zusammensetzen, sind: Sauerstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Kohlenstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor, Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen; inconstanter und nur in einzelnen Organismen einige andere Elemente, wie Jod, Fluor, Lithium, Silicium, Mangan, Kupfer u. s. w.

Indem man die physikalische Hypothese über die Constitution der Körper mit dem Resultat der chemischen Zergliederung verbindet, nimmt man an, dass die chemische Beschaffenheit der Körper auf der qualitativen Beschaffenheit der Atome beruht, während ihre physikalischen Eigenschaften in den räumlichen Verhältnissen der Atome, also in ihrer Distanz, in ihren Bewegungen und in den Bewegungen des zwischenliegenden Aethers, begründet sind.

Das charakteristische Unterscheidungsmerkmal der organisirten Körper liegt nicht in dem Stoff, aus welchem sie aufgebaut werden, sondern in der

Anordnung und Gruppirung der Stofftheilchen. Die Zergliederung der Organismen weist nach, dass in ihnen grössere Gruppen von Atomen sich vereinigt haben, um zusammengesetzte Elemente zu bilden. Diese zusammengesetzten Elemente, welche den Organismen ausschliesslich eigen sind, und welche mit bewaffnetem Auge stets wahrgenommen werden können, also die niemals sichtbaren Atome jedenfalls an Grösse weit übertreffen, sind die Zellen oder Elementarorganismen. Den Namen Zellen tragen sie wegen ihrer Structur, indem viele dieser Gebilde eine festere Begrenzungshaut besitzen, die den weicheren Inhalt umschliesst; der Name Elementarorganismen ist ihnen wegen ihrer Function beigelegt worden, da in ihnen die wesentlichen Verrichtungen der zusammengesetzten Organismen sich vorgebildet finden.

Wie wir uns die physikalischen Eigenschaften der Körper durch ihren Aufbau aus Atomen erklären, so gibt uns der Aufbau der Organismen aus Zellen Rechenschaft über deren physiologische Eigenschaften. Die Zelle ernährt sich, entwickelt sich, pflanzt sich fort, und der Inhalt vieler Zellen ist fähig zu empfinden und sich zu bewegen.

1. Allgemeine Eigenschaften der Zelle.

§. 4. Formbestandtheile der Zelle.

Die Zelle ist ein in der Regel ursprünglich sphärischer Körper aus weicher Substanz, dessen feste Bestandtheile innig von Flüssigkeit durchtränkt sind. Gewöhnlich besitzt sie nicht in allen ihren Theilen eine gleiche Consistenz. Sie zerfällt hierdurch in drei, durch ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen deutlich geschiedene Theile: in eine Begrenzungshaut, die Membran, in einen zähflüssigen Inhalt und in einen dichteren Kern, der selbst wieder aus einer Membran und aus einem flüssigeren Inhalte zu bestehen pflegt und häufig eine grössere Anzahl kleinerer Kerne, die Kernkörperchen, in sich schliesst.

Der Inhalt der Zelle, der für die Function wichtigste Theil derselben, ist ursprünglich eine zähflüssige Substanz, das Protoplasma. Dasselbe stellt eine durchsichtige Masse dar, in welcher zahlreiche Körnchen suspendirt sind, und welche wahrscheinlich in allen jugendlichen Zellen die Eigenschaft der Contractilität besitzt. In der alternden Zelle nimmt die Menge der durchtränkenden Flüssigkeit meistens ab, die Zellen werden dann fester, sie vertrocknen; zuweilen entstehen Hohlräume (Vacuolen), in denen sich Flüssigkeit ansammelt. Oft ist diese Veränderung der physikalischen Beschaffenheit des Zelleninhaltes mit einem sichtbaren Zerfalle desselben in verschiedene Bestandtheile verbunden: es scheiden sich kleinere oder grössere Körner, Farbstoffklümpchen, Stärkekörner, Fetttröpfchen, aus.

Eine Membran findet sich fast an allen ausgebildeten Zellen. Dagegen fehlt sie in den ersten Entwicklungsstadien. Man darf desshalb vermuthen, dass sie immer erst durch eine Verdichtung der äussersten Schichte des Protoplasmas entsteht.

Der Kern und die selten in ihm fehlenden Kernkörperchen bilden bei allen höheren Organismen wesentliche Zellenbestandtheile. Der Kern fehlt hier gerade bei der ersten Entwicklung der Zelle niemals, während er späterhin manchmal wieder verschwindet. Nur die niedersten Elementarorganismen entbehren ebensowohl des Kerns wie der Membran: sie stellen hüllenlose Klümpchen aus Protoplasma dar, die vermöge der Beweglichkeit des letzteren keine bleibende Form besitzen.

Obgleich die Physiologen über die aufgeführten Hauptbestandtheile der Zelle im Allgemeinen einig sind, so existiren doch noch über das constante Vorkommen einiger dieser Bestandtheile, nämlich der Membran und des Kerns, abweichende Ansichten. Bei den Pflanzenzellen ist es durch die Forschungen Hugo v. Mohl's längst erwiesen, dass im frühesten Zustand der Zelle bloss Kern und Protoplasma vorhanden sind, und dass dann um das letztere eine Membran sich bildet. In der Physiologie der Thiere ist man dagegen lange bei der von Schwann, dem Begründer der animalischen Zellentheorie, aufgestellten Doctrin stehen geblieben, dass Kern und Membran die primitiven Theile der Zellen seien, zwischen welchen dann erst ein flüssiger Inhalt sich ablagere. Widerstreitende Angaben von Fr. Arnold u. A. blieben vereinzelt und unberücksichtigt. Erst in Folge der neueren Arbeiten von Max Schultze und von Brücke hat sich die Ansicht, dass die Membran ein unwesentlicherer und, wo er sich bildet, durchweg erst später entstehender Bestandtheil der Zelle sei, auch in der Thierphysiologie Geltung verschafft. Von Brücke wurde insbesondere hervorgehoben, dass der Zelleninhalt in der Regel nicht eine flüssige Consistenz besitzt, wie man früher angenommen hatte, sondern dass er offenbar aus einer relativ festen, innig von Flüssigkeit durchtränkten Masse gebildet ist. Nach Heitzmann hat diese zähflüssige Beschaffenheit ihren Grund in einer netzförmigen Structur des Protoplasmas, vermöge deren der flüssige Zelleninhalt von einem festeren Balkengerüste umschlossen wird *). Ueber die Contractilität des Protoplasmas vergl. §. 25.

Auch über die Bedeutung des Kerns der Zelle haben sich abweichende Ansichten geltend gemacht. Während man früher denselben für den festen Mittelpunkt hielt, um den die übrigen Zellenbestandtheile gleichsam ankrystallisirten, und der daher niemals fehlen dürfe, hat zuerst die Beobachtung der Kryptogamen gelehrt, dass hier zuweilen selbst in der frühesten Bildungsperiode der Zelle der Kern vermisst wird. Durch Häckel sind wir sodann mit einer ganzen Klasse niederer Wesen, den Moneren, bekannt geworden, deren Fortpflanzung in der Form der Zellenvermehrung, durch Theilung, Sprossenbildung, von statten geht, ohne dass es doch jemals bei ihnen zu einer Verdichtung von Kern oder

---

*) Arnold, Handbuch der Anatomie, II. S. 396. M. Schultze, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1861. Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 44 u. 45. Heitzmann, ebend. Bd. 69. Strasburger, Studien über Protoplasma. Jena 1876.

Membran kommt. Die Kernkörperchen fehlen nur selten in den Zellkernen und wahrscheinlich nur während des jugendlichen Zustandes der letzteren; meistens sind sie in grösserer Zahl, 5—16, unter Umständen über 100, vorhanden. Die Kernkörperchen sind in eine durchsichtige Grundsubstanz eingebettet und mit einander durch feinere Zwischenkörnchen verbunden *).

§. 5. Hauptformen der Elementarorganismen.

Unter den drei morphologischen Bestandtheilen des Elementarorganismus, Inhalt, Kern und Membran, ist, wie wir gesehen haben, der erstere, der protoplasmatische Inhalt, der einzige, der niemals fehlen kann. Die niedersten Elementarorganismen bestehen bloss aus hüllenlosem Protoplasma, in welchem ein Kern sich noch nicht ausgeschieden hat. Sie sind, wenn man Kern und Membran als die Organe der Zelle betrachtet, Organismen ohne Organe. Viele dieser Elementarorganismen sind zugleich die

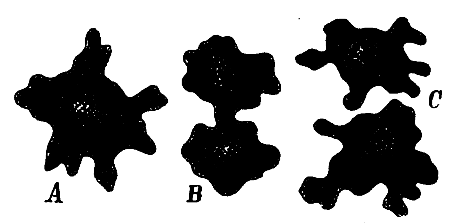


Fig. 1. Kernlose Zellen. (Protamoeba primitiva nach Häckel.) A ursprünglicher Zustand, B im Beginn der Fortpflanzung (Theilung), C nach geschehener Theilung.

einfachsten selbständigen Organismen. Es gehören hierher mehrere zumeist erst in der neuesten Zeit aufgefundene Wesen, welche als Moneren (Häckel) oder Monaden (Cienkowsky) bezeichnet worden sind, und welche morphologisch weder den Pflanzen noch den Thieren zugezählt werden können. Auch in den zusammengesetzten Organismen finden sich aber einzelne Elementargebilde, denen schon in ihrer frühesten Bildungszeit der Kern fehlt. Hierher gehören die sogenannten Sporenzellen mancher Kryptogamen sowie manche der im Blut, der Lymphe und vielfach sonst in den Geweben der Thiere vorkommenden „cytoiden Körper“ (Lymphkörper). Viele sowohl der selbständigen wie der als Elementartheile höherer Organismen vorkommenden kernlosen Zellen bleiben bis zu ihrem Untergang als hüllenlose Protoplasmaklumpen bestehen, andere werden später von einer Hülle eingeschlossen, wobei gleichzeitig der Protoplasmakörper seine Bewegungen einzustellen pflegt.

Alle reinen Protoplasmaorganismen hat Häckel in seinem Stamm der Moneren zusammengefasst. Es gehören hierher als hüllenlose Genera: Protamoeba, Protogenes und die in der Meerestiefe gefundenen protoplasma-

*) Häckel, biologische Studien, I. 1870. Auerbach, organologische Studien. 1 u. 2. Breslau 1874.

ähnlichen Massen, welche von Huxley als Bathybius Häckelii beschrieben sind, aber von Manchen für blosse Ausscheidungsproducte anderer Wesen gehalten werden; hüllenbildende Genera sind: Protomonas, Protomyxa und Vampyrella. Cienkowsky's Monaden begreifen zum Theil auch solche einfache Organismen in sich, welche Kerne besitzen. Häckel hat vorgeschlagen, alle kernlosen Elementarorganismen als Cytoden (zellenähnliche Gebilde) von den eigentlichen, kernhaltigen Zellen zu unterscheiden. Bei denjenigen Cytoden, welche Bestandtheile höherer Organismen sind, wäre aber diese Unterscheidung immerhin eine fliessende, da dieselben entweder noch durch Ausscheidung eines Kerns in eine eigentliche Zelle übergehen oder umgekehrt aus einer solchen durch Verschwinden des Kerns hervorgegangen sein können *).

Die kernhaltige Zelle ist in ihren ersten Entwicklungsstadien von überall gleicher Formbeschaffenheit. Sie stellt einen Protoplasmaballen dar, in welchem sich ein Kern mit meistens mehreren Kernkörperchen ausgeschieden hat. Viele Elementarorganismen verbleiben auf dieser Stufe der membranlosen Zelle. Auch hierher gehören selbständige Organismen, die demnach, ebenso wie die kernlosen Moneren, zeitlebens der unterscheidenden Merkmale pflanzlicher und thierischer Organisation entbehren. Bei vielen andern wird zwar der Weichkörper von einer Hülle umschlossen, aber diese, meist ein Kalk- oder Kieselpanzer, scheidet erst später sich aus und bietet ebenfalls kein Kennzeichen dar, durch welches die Wesen mit Bestimmtheit dem Pflanzen- oder Thierreich zugerechnet werden könnten. Auch unter den eigentlichen Zellen treffen wir demnach noch eine Reihe von Elementarorganismen, welche, insofern sie ein selbständiges Dasein führen, als Zwischenwesen angesehen werden müssen.

Alle Zwischenwesen zwischen Pflanzen- und Thierreich sind von Häckel als Protisten bezeichnet worden. Ausser den obengenannten reinen Protoplasmaorganismen (Moneren) gehören hierher als hüllenlose Zellen die nackten Amöben und die ersten Entwicklungszustände der sogenannten Schleimpilze (Myxomyceten); als schalige Elementarorganismen die Diatomeen, Flagellaten, Noctilucen, Radiolarien. Selbstverständlich kommen auch in dem Körper der höheren Organismen, namentlich der Thiere, Elementargebilde vor, an denen die unterscheidenden Merkmale von Pflanze und Thier noch nicht entwickelt sind: jede Zelle ist in ihrer frühesten Bildungszeit ein indifferentes Gebilde; ob dasselbe pflanzlichen oder thierischen Ursprungs sei, darüber gibt, abgesehen von ganz äusserlichen Kennzeichen, nur der zusammengesetzte Organismus, dem es angehört, Aufschluss.

Die Scheidung der Zelle in Pflanzen- und Thierzelle tritt ein mit der Bildung einer eigentlichen Zellmembran. Da anfänglich jede Zelle der Membran entbehrt, so ist demnach jene Scheidung erst das Resultat einer, wenn auch frühen, Fortentwicklung.

---

*) Häckel, biologische Studien, I. Cienkowsky, Archiv für mikr. Anatomie. Bd. I.

a) Die Pflanzenzelle. Die Membran der Pflanzenzelle wird in der frühesten Zeit, in welcher sie bloss die äusserste verdichtete Schichte des Protoplasmas darstellt, als Primordialschlauch bezeichnet. Bald erfährt aber dieser eine wichtige chemische Umwandlung, in Folge deren er in die eigentliche Cellulosehaut übergeht. Die letztere ist ursprünglich dünn und durchsichtig. Später verdickt sie sich, indem sich auf ihrer innern Wand neue Celluloseschichten ablagern. Die Ablagerung geschieht periodisch, und die verdickte Zellwandung ist daher nicht mehr homogen, sondern es lassen an ihr deutlich die einzelnen Schichten sich unterscheiden. In den aufgelagerten Schichten geht dann noch die weitere Veränderung vor, dass sich in ihnen hintereinander gelegene Löcher, in der ganzen Zellwandung also Kanäle bilden, die frei in die Zellhöhle münden, an der Oberfläche der Zelle aber durch die erste Cellulosehaut geschlossen bleiben. Dadurch erhält die Oberfläche der Zelle ein punktirtes Aussehen. Man bezeichnet diese Punkte als Tüpfel und die ihnen entsprechenden Kanäle als Tüpfelkanäle.

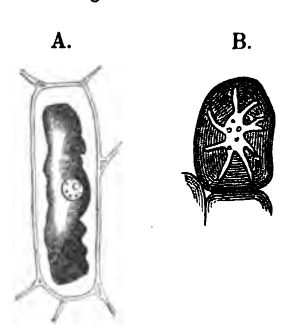


Fig. 2 Pflanzenzelle. A Jugendliche Zelle mit durch Alkohol zur Gerinnung gebrachtem Protoplasma, Kern und Kernkörperchen. B Aeltere Zelle mit Verdickungsschichten und Tüpfelkanälen, das Protoplasma verschwunden.

Sehr häufig zerfallen auch die secundären Membranen entweder unregelmässiger oder nach bestimmten Spaltungsrichtungen, und indem dann die Zelle wächst, ohne dass die aufgelagerte Membran mitwächst, wird sie bald zu einem spiraligen Band auseinandergezogen, bald in einzelne kreisförmige Bänder getrennt, bald zu einem unregelmässigen Netzwerk auseinander getrieben.

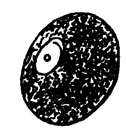
Veränderungen der Gestalt erfahren die Zellen des Pflanzengewebes theils durch ihr Wachsthum, theils durch ihre Aneinanderlagerung. Viele Zellen wachsen vorzugsweise in die Länge und erhalten dadurch spindel- oder cylinderförmige Gestalten. Andere Zellen wachsen nach allen Richtungen ziemlich gleichmässig und bekommen so durch den gegenseitigen Druck, den sie auf einander ausüben, polyedrische Formen. Bei der Aneinanderlegung der Zellen erhalten stets die Tüpfelkanäle eine correspondirende Lage, so dass die Tüpfel je zweier Zellen an einander stossen. In seltenen Fällen tritt es auch ein, dass die Membran, da wo sie den Tüpfel überzieht, gänzlich resorbirt wird. Der Tüpfel wird dann zur offenen Pore, und der Tüpfelkanal zum Porenkanal, welcher unmittelbar, ohne zwischenliegende Scheidewand, aus dem Innern der einen Zelle in das Innere der andern führt.

Der Inhalt der jungen Pflanzenzelle, das Protoplasma, nimmt nicht so rasch an Masse zu, als die Zelle wächst. Es entstehen daher

Lücken im Protoplasma, in welchen der wässerige Zellsaft sich anhäuft. Dieser enthält die löslichen Pflanzenbestandtheile. Im Zellsafte schwimmend oder an der Zellwandung adhärirend findet man die in Wasser nicht löslichen Bestandtheile, namentlich den grünen Farbstoff (Chlorophyll) und Körnchen von Stärkmehl, ebenso Tropfen der mit Wasser nicht mischbaren fetten Oele. Allmälig wird das Protoplasma durch den Zellsaft und die in ihm sich ablagernden festen und fetten Stoffe gänzlich verdrängt. Dasselbe bleibt während dieser Verdrängung gewöhnlich am längsten als zusammenhängende Schichte an der Wand der Zelle angehäuft. Von dieser Wandschichte aus setzen sich dann Balken von Protoplasma in das Innere der Zelle fort und umschliessen hier die Lücken des Zellensaftes. In einem der centraleren Ströme des Protoplasmas befindet sich gewöhnlich auch noch der Kern, der aber mit der Vergrösserung der Zelle kleiner wird und meistens zuletzt mit dem Protoplasma verschwindet.

Die Lehre von der Structur der Pflanzenzelle verdankt ihre Begründung hauptsächlich den Arbeiten Hugo von Mohl's, der zuerst auf die Bedeutung des Protoplasmas hinwies, den Primordialschlauch entdeckte und den Bau der Cellulosewandung näher ermittelte. Mohl hielt den Primordialschlauch noch für eine besondere, von der ersten Cellulosehaut verschiedene Membran. Pringsheim wies nach, dass derselbe die äusserste verdichtete Schichte des Protoplasmas ist, und dass er später in die erste Cellulosehaut übergeht *).

b) Die Thierzelle. Sie unterscheidet sich in ihrer Weiterentwicklung von der Pflanzenzelle wesentlich dadurch, dass in ihr die sämmtlichen primitiven Zellenbestandtheile ihrer ersten Bildungsstufe näher bleiben. Wo überhaupt eine festere Membran als Umschliessung des Zelleninhaltes sich ausscheidet, da bleibt dieselbe dem Inhalt, dem Protoplasma, morphologisch wie chemisch verwandter, sie kann fortan als die äusserste erhärtete Schichte desselben betrachtet werden. Das Protoplasma verschwindet gewöhnlich nicht, wie in der Pflanzenzelle, um sichtlich der Ablagerung des Zellsaftes und anderer Stoffe Platz zu machen, sondern es erfährt nur sehr allmälige Umwandlungen, die meistens morphologisch gar nicht merkbar und chemisch so unbedeutend sind, dass ein dem Protoplasma sehr verwandter Stoff als Zelleninhalt zurückzubleiben pflegt. Endlich persistirt auch der Kern fast in jeder thierischen Zelle so lange, als überhaupt die Zelle bestehen bleibt.


Fig. 3. Thierzelle mit körnigem Protoplasma, Kern und Kernkörperchen.

Von der angeführten Regel, dass die Thierzelle sich weniger von ihrem primitiven Zustand entfernt, kommen einige Ausnahmen vor, wo sie sich in

*) Hugo v. Mohl, die vegetabilische Zelle, Handwörterbuch der Physiologie. Bd. 4. Pringsheim, über den Bau und die Bildung der Pflanzenzellen. 1854. Hofmeister, physiologische Botanik, Bd. 1. Abth. 1.

ihrem Verhalten mehr der Pflanzenzelle nähert. So erzeugt die Membran der Zellen des Knorpels Verdickungsschichten, die aber nicht auf der inneren, sondern auf der äusseren Fläche der primären Membran sich ablagern, und von denen diese Membran als ein dünnes Häutchen getrennt werden kann; jene Verdickungsschichten verschmelzen innig mit einander und bilden die sogenannte Knorpelkapsel. In vielen Fällen wandelt sich der Zelleninhalt vollständig in Fett um: die Zelle wird also dann von einem von dem Protoplasma sehr verschiedenen Inhalte erfüllt, und das Protoplasma selbst verschwindet gänzlich; in reichlicher Menge finden sich solche Zellen namentlich in dem Bindegewebe. Endlich kommen Zellen vor, in denen sich Farbstoff in Körnchen ablagert, ähnlich wie der Farbstoff in den Pflanzenzellen.

Analoge Metamorphosen wie die Pflanzenzellen erfahren die thierischen Zellen in Folge ihres Wachsthums und ihrer Aneinanderlagerung. Auch hier ist das Wachsthum häufig ein Längenwachsthum. So wachsen die Zellen, welche die glatte Muskelsubstanz zusammensetzen, zu beträchtlicher Länge aus, und auch die Hauptelemente der quergestreiften Muskelsubstanz, die sogenannten Muskelprimitivbündel, sind nur sehr verlängerte Zellen. Eine gegenseitige Formbestimmung der Zellen durch dichte Aneinanderlagerung während ihres Wachsthums findet sich seltener bei thierischen Zellen. Es gehören hierher vorzugsweise nur die Epithelialgewebe, deren Zellen oft polyedrische Formen annehmen und dadurch ein dem vegetabilischen Gewebe ähnliches Ansehen erzeugen.

Aber noch eine dritte formbestimmende Ursache wirkt häufig auf die thierischen Zellen ein, die bei den Pflanzenzellen nicht, oder wenigstens bei weitem nicht in gleichem Umfange vorkommt. Diese besteht in massenhaften Auflagerungen oder Ausscheidungen protoplasmatischer Substanz, welche bestimmte Zellen liefern, und welche zu bleibenden Geweben werden. Es sind die Gewebe der Bindesubstanz, Binde-, Knochen- und Knorpelgewebe, bei denen auf diese Weise eine Bildung von Intercellularsubstanz stattfindet.

Auch in den Pflanzen kommt zwar eine Intercellularsubstanz vor, welche von den Zellen ausgeschieden wird und die Zwischenräume der Zellen ausfüllt. Sie findet sich namentlich im Gewebe mancher Algen und im Albumen vieler Leguminosen, ist aber an Masse viel geringer und hat bei weitem nicht die Bedeutung der thierischen Intercellularsubstanz. Wir können daher die reichliche Ausscheidung von Intercellularsubstanz als ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal zwischen der Pflanzen- und Thierzelle ansehen. Die Membran der Pflanzenzelle legt auf ihrer Innenseite Verdickungsschichten an, die Membran der Thierzelle bildet auf ihrer Aussenseite eine ihrer eigenen Substanz verwandte Gewebsmasse. Ueber die Art, wie die Intercellularsubstanz von der Zelle erzeugt wird, sind zwei Ansichten entwickelt worden. Nach der einen, von Reichert und Virchow aufgestellt, der sich neuerdings Heitzmann wieder zuneigt, bildet sich die Intercellularsubstanz als ein Secret der Zellen; nach der anderen, die hauptsächlich von M. Schultze begründet wurde,

geht die Intercellularsubstanz aus einer massenhaften Vermehrung des Protoplasmas selbst hervor *).

In dem Umstand, dass die thierische Zelle im Allgemeinen ihrer anfänglichen Bildungsstufe näher bleibt, liegt die Thatsache begründet, dass man bei den einfachsten, aus einer einzigen Zelle oder aus mehreren mit einander verschmolzenen Zellen bestehenden Organismen häufig zweifelhaft sein kann, ob sie als Thiere anzusprechen oder dem oben erwähnten Zwischenreich der Organismen zuzurechnen seien. Die pflanzliche Zelle besitzt in ihrer Cellulosehaut ein leicht aufzufindendes Merkmal; für die thierische Zelle lässt sich ein ähnliches, überall zutreffendes Kennzeichen nicht aufstellen, sondern hier vermag häufig nur die ganze Lebensgeschichte eines Elementarorganismus über seine thierische Natur zu entscheiden. Die Thatsache selbst, dass die einfachsten Thiere jenen indifferenten Zwischenwesen näher stehen als die einfachsten Pflanzen ist übrigens für die genetische Auffassung des Thierreichs von unverkennbar grosser Bedeutung.

2. Aufbau der Gewebe und Organe.

Der Keim eines jeden Pflanzen- und Thierorganismus ist eine Zelle. Aus der Zelle entstehen daher alle Gewebe und Organe.

Die Keimzelle zerfällt bei ihrem Wachsthum in eine grössere Anzahl von Zellen. Aus diesen können auf dreifache Weise die Gewebe hervorgehen: 1) durch unmittelbare Aneinanderlagerung der Zellen, 2) durch Verschmelzung von Zellen, 3) durch Ausscheidungen der Zellen. Von diesen drei möglichen Formen der Gewebebildung kommen im Pflanzenreich nur die beiden ersten in erwähnenswerther Weise vor, im Thierreich sind alle drei Formen zu finden.

Häufig vereinigen sich Gewebe, die entweder nur einer oder auch zweien oder selbst dreien der genannten Formen angehören, zu einem in functioneller Beziehung zusammengehörigen Ganzen, das man als Organ bezeichnet.

Die Unterscheidung und Eintheilung der Gewebe beruht ausschliesslich auf anatomischen, die Unterscheidung und Eintheilung der Organe auf physiologischen Gründen. Wir classificiren daher die Gewebe nach ihrer Bildung und Structur, die Organe nach ihrer Function.

§. 6. Die Gewebe und Organe der Pflanze.

Die Gewebe des Pflanzenorganismus sind:

1) Das Zellengewebe, aus an einander gelagerten Zellen bestehend, die selten nur Gänge oder grössere Räume (Intercellulargänge,

*) Reichert, über das Bindegewebe und die verwandten Gebilde. 1845. Virchow, Verhandl. der physikal.-medic. Gesellschaft zu Würzburg, Bd. 2. M. Schultze, Archiv f. Anatomie und Physiol. 1861. Heitzmann, Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 1873.

Intercellularräume) zwischen sich lassen, welche mit Luft oder Saft gefüllt sind. Im weicheren Parenchym der Pflanzen sind die Zellen nach allen Seiten ungefähr gleichmässig ausgebildet und erhalten dadurch eine kugelige oder polyedrische Form (Parenchymgewebe); im Bast und im Holze wachsen die Zellen zu gestreckten Formen aus, die innig mit einander verwachsen (Prosenchymgewebe).

2) Das Gefässgewebe. Die Elemente dieses Gewebes sind die Gefässe, deren Bildung gleichfalls eine Aneinanderreihung von Zellen vorausging, wobei aber im Lauf der Entwicklung die Querwände zwischen den an einander gereihten Zellen resorbirt wurden. Die Gefässe sind lange Schläuche, die in Bündel (Gefässbündel) zusammentreten und in den Achsenorganen der Pflanze stets nach der Längsrichtung verlaufen. Die Structur ihrer Wandung entspricht der Structur der Zellenwandung, namentlich aber treten die aufgelagerten Celluloseschichten bald in spiralige, bald in kreisförmige Windungen, bald in netzförmige Geflechte auseinander, und es werden darnach die Hauptformen der Gefässe unterschieden (Spiralgefässe, Ringgefässe, netzförmige Gefässe). Die Gefässe kommen niemals als ausschliessliche Elemente eines Pflanzengewebes vor, sondern zwischen den Gefässbündeln finden sich immer Anhäufungen von Zellen, namentlich von Prosenchymzellen.

Der Organe besitzt der pflanzliche Organismus nur zwei Formen: Achsenorgane und Blattgebilde. Beide sind aus den nämlichen zwei Grundtypen des Pflanzengewebes, aus Zellen und Gefässen, zusammengesetzt, ihr Unterschied beruht bloss auf der verschiedenen Anordnung dieser Elemente.

Die Achsenorgane bestehen aus einem Parenchym von Zellen, das in der Längsrichtung von Gefässbündeln durchzogen wird, die bald über das ganze Parenchym zerstreut sind (Monocotyledonen), bald einen oder mehrere Ringe bilden (Dicotyledonen). Die Gefässbündel werden nach aussen durch eine Schichte lang gestreckter Prosenchymzellen begrenzt; zwischen beiden liegt eine Schichte weicher Zellen (Cambium), aus deren Verschmelzung fortan neue Gefässe sich bilden.

In den Blattgebilden strahlen die Gefässbündel auseinander und bilden zuweilen ein anastomosirendes Netz. Das Parenchym zwischen ihnen besteht aus chlorophyllhaltigen Zellen, die auf beiden Flächen von Oberhautzellen überkleidet sind. Zwischen den letzteren finden sich, namentlich auf der unteren Seite des Blattes, vielfach Spaltöffnungen, welche in Lufträume zwischen den grünen Parenchymzellen führen (Athmungshöhlen).

Die Rinde der Achsenorgane wird durch Zellen gebildet, die sich von dem Marke aus zwischen den Gefässbündeln hindurch in die Rinde erstrecken. Sie besteht im Allgemeinen aus drei übereinander liegenden Zellschichten: einer innersten chlorophyllhaltigen, einer mittleren mit stark verdickten Zellenmembranen (Korksubstanz) und einer äussersten, der Oberhaut. Die Zellen der zwei letzteren Schichten enthalten vielfach Lufträume. Als umgewandelte Blattgebilde

sind die Blüthenorgane zu betrachten. Die Kelch-, Frucht- und Blumenblätter, wie auch die Staubgefässe verhalten sich analog den Blättern des Laubes; das Eichen wie der Pollen entstehen nur durch Wucherung der Parenchymzellen.

§. 7. Die Gewebe des Thierkörpers.

Im thierischen Organismus unterscheiden wir:

1) Gewebe aus unmittelbarer Aneinanderreihung der Zellen hervorgegangen. Es gehören hierher zunächst die sämmtlichen Oberhautgewebe. In ihnen haben die Zellen meist keine andere Metamorphose erfahren, als wie sie sich aus der dichten Aneinanderlagerung bei nach allen Seiten gleichem Wachsthum erklärt; es kommen also hier die verschiedensten Formen rundlicher, polygonaler und abgeplatteter Formen vor, zuweilen ist auch das Längenwachsthum überwiegend, und es entstehen dann cylindrische Formen. Die Epithelien überkleiden, bald in mehrfach geschichteter, bald in einfacher Lage, die äussere Oberfläche des Körpers, die mit derselben communicirenden Schleimhäute der Verdauungs- und Respirationswege, sowie die abgeschlossenen serösen Säcke. Diejenigen Epithelformen, welche innere Hohlräume des Körpers überziehen, unterscheidet man nach dem Vorgang von His als Endothelien von den Epithelien im engeren Sinne. Eine besondere Modification epithelialer Bildung sind die Nägel und die Haarsubstanz: in beiden sind die Zellen schmal, stark verlängert und mit einander zu einem scheinbar fast homogenen Gewebe verwachsen.

Ein den Epithelien verwandtes Gewebe selbständig gebliebener Zellen ist das Drüsengewebe. Die Zellen sind der wesentliche secretbildende Bestandtheil der Drüse, in deren Zusammensetzung noch zahlreiche andere Gewebselemente eingehen. Die Drüsenzellen behalten gewöhnlich abgerundete, sphärische oder ellipsoidische Formen und eine weichere Beschaffenheit. Häufig gehen die Drüsenzellen schnell zu Grunde, indem sie selbst zu Bestandtheilen des von ihnen gelieferten Secretes werden (Colostrumzellen, Schleimkörperchen), oft persistiren sie länger und gehen dann erst nach ihrem gänzlichen Zerfall in das Secret über.

Die dritte Abtheilung der hierher gehörigen Gewebe bildet das Muskelgewebe. Die Zellen, welche dieses Gewebe bilden, verhalten sich in ihrer Form zu den Zellen des Epithelial- und Drüsengewebes etwa wie die Prosenchymzellen zu den Parenchymzellen der Pflanze. In den Muskeln des Körpers ist das Gewebe der Muskelzellen stets mit andern Gewebselementen, namentlich mit Bindegewebe, innig gemengt. Das Gewebe der Muskelzellen selbst aber zerfällt in zwei Unterabtheilungen, die sich in Structur und Function unterscheiden, in das glatte Muskelgewebe und in das quergestreifte Muskelgewebe.

Zur selben Kategorie rechnen wir endlich das Gewebe der Krystalllinse. Die Hauptmasse desselben besteht aus bandartigen Fasern, den

Linsenfasern, von durchsichtiger Beschaffenheit, mit einem Kern in der Mitte: an den peripherischen und weicheren Linsenfasern lässt sich eine dünne Umhüllungshaut unterscheiden, die centralen sind dagegen gleichmässig erhärtet.

Aehnlich den Elementen der Linsensubstanz verhalten sich die Schmelzprismen, die Elemente des Zahnschmelzes. Sie haben zwar ihre Zellennatur gänzlich eingebüsst, indem auch in erweichten Prismen niemals mehr ein Kern sich nachweisen lässt; aber sie sind trotzdem höchst wahrscheinlich aus Epithelzellen, den Cylinderzellen des Schmelzorganes, hervorgegangen und haben also einen analogen Ursprung wie die Linsenfasern, da die Linse bei den meisten Thieren sich aus der äusseren Körperbedeckung entwickelt.

2) Durch Verschmelzung von Zellen entstandene Gewebe. Es gehören hierher zwei Gewebe, bei deren Entwicklung die Bildungszellen sich verlängert haben und dann, nach Resorption ihrer Scheidewände, zu Fasern oder Röhren geworden sind: das Nervengewebe und die Haargefässe.

Das Nervengewebe ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihm einzelne Bildungszellen auf der Zellenstufe stehen bleiben. Das Nervengewebe hat daher zweierlei Elemente: Nervenzellen und Nervenfasern, und nur die letzteren gehören eigentlich in diese Classe der Gewebe. Doch sind die Nervenzellen in continuirlichem Zusammenhang mit den Nervenfasern, die letzteren sind die Ausläufer der ersteren.

Die Haargefässe sind ähnlich wie die Nervenfasern durch Aneinanderreihung von Zellen entstanden. Dabei haben aber ihre Bildungszellen die Neigung Ausläufer sprossen zu lassen, wodurch die Verzweigungen und Netze der Capillaren sich bilden. Das Protoplasma der Zellen behält eine weiche Beschaffenheit, so dass die Grenzen der einzelnen Zellen zusammenfliessen und die ganze Capillarwand, abgesehen von einzelnen Kernen, die erhalten bleiben, eine structurlose Beschaffenheit gewinnt. Doch lassen an jeder Haargefässmembran durch Behandlung mit geeigneten Reagentien (namentlich Silbersalpeter) die Zellengrenzen sich nachweisen. Jene weiche Beschaffenheit der Capillarwand bedingt es wahrscheinlich, dass dieselbe nicht nur Flüssigkeiten, sondern zuweilen sogar körperlichen Elementen (weissen und rothen Blutkörperchen) den Durchtritt in das umgebende Parenchym gestattet.

3) Gewebe, die durch Ausscheidungen der Zellen entstanden sind. Man kann diese Gewebe auch als Gewebe der Intercellularsubstanz bezeichnen, denn ihr Hauptbestandtheil wird von der durch massenhafte Vermehrung des Protoplasmas erzeugten Intercellularsubstanz gebildet. Es gehören hierher sämmtliche Gewebe der Bindesubstanz.

Das Bindegewebe vermittelt die Umhüllung und Verbindung aller Körperorgane. Es tritt in verschiedenen, namentlich in ihrer Cohäsion höchst differenten Formen auf, zeigt aber überall eine übereinstimmende

Entwicklungsweise. Jedes Bindegewebe geht aus sphärischen, mit weichem Protoplasma und einem festeren Kern erfüllten Bildungszellen hervor. Diesen Bildungszellen lagert sich eine anfangs homogene, später oft in Lamellen oder Fasern zerfallende Intercellularsubstanz auf, die an Masse immer mehr zunimmt und allmälig eine festere Consistenz bekommt.

Diejenige Form des Bindegewebes, welche dem ursprünglichen Zustand am nächsten steht, ist das Gallertgewebe. Bei einigen Wirbellosen, z. B. Mollusken, einen grossen Theil der Leibessubstanz bildend, findet es sich in den Wirbelthieren vorzüglich nur in deren embryonalem Zustand (Wharton'sche Sulze, subcutanes Gewebe). Es besteht aus einer weichen, fast zerfliesslichen Intercellularsubstanz, die zahlreiche Körnchen suspendirt enthält, und in welcher zerstreut membranlose Zellen vorkommen. Manche dieser Zellen sind, so lange das Gewebe lebt, in Ortsveränderungen begriffen (Wanderzellen), andere zeigen langsame Formänderungen (amöboide Zellen).

Bei den Wirbelthieren entwickelt sich aus dem Gallertgewebe allgemein das fibrilläre Bindegewebe, so genannt von dem Zerfall der Intercellularsubstanz in feine Fasern oder Fibrillen. Diese Fibrillen sind meist zu grösseren bandartigen Streifen, den Bindegewebsbündeln vereinigt. In dem fibrillären Bindegewebe haben die Zellen beträchtlich ihre Form verändert. Durch das Ueberhandnehmen der Grundsubstanz ist ihr ursprüngliches Lumen meistens so weit geschwunden, dass es fast nur noch den Kern umfasst. Einzelne Zellen sind auch hier beweglich. Manche nehmen körniges Pigment auf, in anderen lagert sich Fett ab; in diesen Fällen behalten dann die Zellen einen grösseren Umfang und werden von einer Membran umschlossen. Die Maschen des fibrillären Bindegewebes, die von einer flüssigeren Intercellularsubstanz erfüllt sind, werden nach Key und Retzius von Endothellagen überzogen und verhalten sich also vollkommen analog den serösen Höhlen. Die fibrilläre Substanz selbst zeigt manchfache Unterschiede der Dichtigkeit: so bildet das lockere Bindegewebe eine lose Ausfüllungs- und Verbindungsmasse, das feste Bindegewebe ist Hauptbestandtheil der Sehnen und Bänder, und bildet die Grundlage der äusseren Haut, der serösen und Schleimhäute.

Das elastische Gewebe entsteht aus dem fibrillären Bindegewebe. Entweder bilden sich in dem letzteren einzelne elastische Fasern, welche zwischen und in den Bindegewebsbündeln verlaufen, oder die ganze Masse der Intercellularsubstanz geht in elastisches Gewebe über. Elastische Fasern finden sich in jedem fibrillären Bindegewebe. Eine Umwandlung der ganzen Intercellularsubstanz kommt sehr allgemein an den Grenzschichten des Bindesgewebes vor. So haben die äussersten unter dem Epithel liegenden Schichten der Haut, der serösen und Schleimhäute, die sogenannten Glashäute der Histologen, eine derartige Umwandlung erfahren. In den elastischen Bändern, die immer noch nebenbei Bindegewebe enthalten, sind einzelne Platten der Grundsubstanz in elastisches Gewebe umgewandelt.

Den verschiedenen Stufen, welche das Bindegewebe, insbesondere die Intercellularsubstanz desselben, durchläuft, entspricht eine bestimmte chemische Metamorphose. Das Gallertgewebe besteht nämlich aus einem halbflüssigen Eiweisskörper, das Bindegewebe aus leimgebender und das elastische Gewebe aus elastischer Substanz. Vgl. §. 16.

Das Knochengewebe ist dadurch ausgezeichnet, dass in seiner Intercellularsubstanz eine grosse Menge unorganischer Verbindungen, namentlich phosphorsaurer und kohlensaurer Kalk, sich ablagert. Die so erhärtete Intercellularsubstanz schliesst die in ihr zerstreuten Zellen ein und bildet so die durch ihre strahligen Ausläufer ausgezeichneten Knochenkörperchen oder Knochenlacunen. Diese bestehen demnach aus Kaspeln verdichteter Intercellularsubstanz, in denen oft die ursprüngliche Zelle, namentlich deren Kern, noch nachweisbar ist. In älteren Knochen ist dieselbe aber häufig verschwunden, die Knochenlacune hat sich dann mit seröser Flüssigkeit, zuweilen auch schon im lebenden Knochen mit Luft (Kohlensäure) gefüllt. Der Knochen ist reich an Blutgefässen, welche in besonderen Kanälen, den Markkanälen (Havers'schen Kanälen) in ihm verlaufen. Da die Ablagerung der inkrustirenden Stoffe allmälig theils von diesen, theils von den Blutgefässen des periostealen Bindegewebes aus erfolgt, gewinnt die Intercellularsubstanz eine schichtenweise Anordnung, indem die einzelnen Lamellen derselben theils den Markkanälen, theils der Oberfläche des Knochens parallel werden. Chemisch ist der Knochen dem fibrillären Bindegewebe am nächsten verwandt, da seine Intercellursubstanz beim Kochen ebenfalls in Leim (Glutin) übergeht.

Das Knorpelgewebe ist morphologisch dadurch charakterisirt, dass in ihm nur eine sparsame Intercellularsubstanz gebildet wurde, dass dagegen die Zellen eine ansehnliche Grösse behalten und häufig einen Vermehrungsprocess erfahren, so dass innerhalb einer grösseren Zelle eine Anzahl kleinerer eingeschlossen liegt. Wie im Knochen, so verdichtet sich auch im Knorpel die Intercellularsubstanz vorzugsweise im Umkreis der Zellen, so dass diese in Kapseln der Grundsubstanz (Knorpelkapseln) gelegen sind. Die Grundsubstanz selbst bleibt entweder durchaus homogen (hyaliner Knorpel), oder sie zerfällt stellenweise zu elastischen Fasernetzen (Faserknorpel).

Unter die Gewebe der dritten Classe hat man zuweilen auch Blut, Lymphe und Chylus gerechnet. In der That verhalten sie sich den Geweben der Bindesubstanz insofern ähnlich, als auch sie aus Zellen und einer, in diesem Fall flüssigen, Intercellularsubstanz zusammengesetzt sind. Aber sie unterscheiden sich wesentlich dadurch, dass bei ihnen die Intercellularsubstanz kein Product der Zellen ist. Insofern das Entstandensein aus Zellen ein charakteristisches Merkmal aller Gewebe ist, können daher Blut, Lymphe und Chylus nicht als Gewebe, sondern nur als Flüssigkeiten betrachtet werden, in welchen organisirte Elemente enthalten sind.

Die Zusammenfassung der Bindesubstanzgewebe in eine Gruppe verdankt die Wissenschaft den Arbeiten von Reichert und Virchow. Der Erstere

machte zuerst auf das analoge Verhalten der Intercellularsubstanz bei den verschiedenen hierher gehörigen Geweben aufmerksam. Der letztere wies auf die Aehnlichkeit der in ihnen enthaltenen Zellen hin. Virchow und seine Schüler wiesen den Zellen eine doppelte Function zu, einmal als Erzeugerinnen der Intercellularsubstanz, sodann aber sollten sie durch ein von ihnen ausgehendes feines Kanalsystem, welches mit Blut- und Lymphgefässsystem im Zusammenhang stehe, die Ernährung vermitteln. In diesem Sinne wurden die elastischen Fasern des Bindegewebes als Kanälchen aufgefasst, welche durch Auswachsen spindelförmiger Bindegewebszellen entstanden seien. Nur der Knorpel bildete durch das Fehlen aller Zellenausläufer eine eigenthümliche Ausnahme. Diese ganze Auffassung der Zellen als Vermittlerinnen der Ernährung des Bindegewebes ist jedoch zweifelhaft geworden, weil ein Zusammenhang der Bindegewebszellen mit einem Kanalsystem sich nicht mit Bestimmtheit nachweisen lässt. Vgl. Physiol. der Aufsaugung (§. 57). Ueber die Entstehung der elastischen Fasern stehen sich zwei Ansichten gegenüber: nach der einen, die hauptsächlich von Virchow begründet wurde, und mit der neuerdings wieder die Beobachtungen von Boll übereinstimmen, sind dieselben aus Bindegewebszellen hervorgegangen; nach der andern, welche von Henle, Kölliker, Rollett, Heitzmann u. A. vertreten wird, sollen sie durch eine Verdichtung der Zwischensubstanz entstehen *).

Näheres über die physiologisch wichtigeren Gewebsformen siehe in der spec. Physiologie.

§. 8. Die Organe des Thierkörpers.

Die thierischen Organe werden immer durch eine Mehrheit von Geweben gebildet, und zwar treten, ähnlich wie es kein pflanzliches Organ ohne die beiden Formen des Pflanzengewebes gibt, so auch meistens alle drei Formen thierischer Gewebe zur Bildung von Organen zusammen. Dabei ist jedoch immer eine Gewebsform die prävalirende, d. h. diejenige, durch welche die Hauptfunction des betreffenden Organs bestimmt wird, während die beiden andern Gewebe nur zu Neben- oder Hülfsfunctionen in Beziehung stehen. Wir können hiernach die sämmtlichen Organe des thierischen Organismus, den drei Formen der Gewebe entsprechend, in drei Gruppen sondern:

1) Organe, deren Hauptfunction durch Gewebe der ersten Form (durch Zellengewebe ohne Intercellularsubstanz) bestimmt ist. Hierher gehören:

a. Die Drüsen, die ausser dem eigentlichen Drüsengewebe immer noch Bindegewebe sowie Gefässe und Nerven enthalten. Zu den Drüsen können wir auch die äussere Haut und die Schleimhäute, ja selbst die serösen Häute rechnen: sie sind nur flächenhaft ausgebreitete Absonderungsorgane. Das wesentliche Gewebe aller dieser Häute ist das Epithel, und es

---

*) Virchow, Cellularpathologie. Rollet, in Strickers Handb. der Gewebelehre, 1. Boll, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 7. Key und Retzius ebend. Bd. 9.

erklärt sich so die nahe Verwandtschaft der Drüsenzellen und Epithelzellen. Die Drüsen sind die Hauptorgane der Verdauung, Absonderung und Fortpflanzung. Häufig bilden sich, wahrscheinlich als Ausscheidungsproducte der Drüsen- oder Epithelzellen, glashelle Membranen, die dann wesentlich die Form der Drüse bestimmen, und die man als eigenthümliche Drüsenhäute (membranae propriae) bezeichnet hat. So entstehen die Formen der balg-, trauben-, schlauch- und röhrenförmigen Drüsen.

b. Die Muskeln, deren Hauptgewebe die glatten oder die quergestreiften Muskelzellen (Muskelprimitivbündel) sind, und die accessorisch ebenfalls Bindegewebe, Gefässe und Nerven enthalten.

2) Organe, deren Hauptfunction durch Gewebe der zweiten Form (durch Gewebe aus zu Röhren verschmolzenen Zellen) bestimmt ist. Hierher gehören:

a. Die zusammengesetzten Gefässe (Arterien, Venen und Lymphgefässe). Während die Haargefässe als ein einfaches Gewebe zu betrachten sind, das durch Verschmelzung von Zellen entstanden ist, wird bei den Gefässen nur die innerste Haut, das Endothel, auf diese Weise gebildet. Die Arterien und Venen entstehen, indem auf dieses, aus den Haargefässen sich in sie fortsetzende Endothel aussen Schichten von elastischem Gewebe, Bindegewebe und glatter Muskelsubstanz sich anlegen. Die so aufgelagerten Membranen zerfallen dann in drei Schichten: in die innere Gefässhaut, welche aus feinen elastischen Fasern oder einer zarten, vielfach durchlöcherten elastischen Membran besteht, in die mittlere Gefässhaut, die vorwiegend glatte Muskelzellen, theils von transversaler, theils von longitudinaler Richtung führt, und in die äussere Gefässhaut, die aus Bindegewebe und elastischen Fasernetzen zusammengesetzt ist. Das Drüsengewebe geht zwar nicht in die Zusammensetzung der Gefässe selbst ein, aber es ist in Gestalt besonderer Organe in das Gefässsystem eingeschoben; so bilden die Lymphdrüsen einen wesentlichen Theil des Lymphgefässsystems, die Blutgefässdrüsen (Milz, Thymus, Schilddrüse, Nebennieren) einen wesentlichen Theil des Blutgefässsystems.

b. Die Organe des Nervensystems. Das wesentliche Gewebe dieser Organe sind die Nervenzellen und die Nervenfasern oder Nervenröhren, die, wie früher geschildert, durch Längsverwachsung von Zellen entstanden sind. Ausserdem gehen Bindegewebe und Gefässe in die Zusammensetzung der sämmtlichen Organe des Nervensystems ein. Das erstere namentlich bildet theils die Hüllen der peripherischen Nerven und der Centralorgane, theils bildet es für die Centralorgane selbst eine Grundsubstanz, in welcher die eigentlich nervösen Elemente eingebettet liegen. Ein integrirender Bestandtheil des Nervensystems sind die Sinnesorgane. Neben Bindegewebe und Gefässen treten bei diesen noch eigenthümliche Epithelformen (die Riechzellen, die Zähmchen des Corti'schen Organs, die Stäbchen und Zapfen der Retina) als Hülfsgewebe auf.

3) Organe, deren Hauptfunction durch Gewebe der dritten Form (durch Bindesubstanzgewebe) bestimmt ist. Die einzigen hierher gehörigen Organe sind die einzelnen Theile des knöchernen Sceletes. Diejenige Form der Bindesubstanz, die hier hauptsächlich in Betracht kommt, ist der Knochen, der wesentlich durch seine Festigkeit die Function der Scelettheile ermöglicht. Als secundäre Gewebe treten dazu in jedem Scelettheil theils die übrigen Bindesubstanzgewebe, Knorpel und Bindegewebe, theils die Gewebe der zweiten Form, Gefässe und Nerven.

Mit dem Scelet innig verbundene Organe sind die Zähne, deren tiefste Substanzlage, das Cement, mit der Knochensubstanz übereinstimmt, während ihr Hauptgewebe, das Zahnbein, eine eigenthümliche, sehr erhärtete Form von Knochengewebe darstellt. Dazu kommt aber dann als eine fremdartige Auflagerung der Schmelz mit dem Schmelzoberhäutchen, der wahrscheinlich unter die Epithelialgewebe zu rechnen ist.

Denjenigen Complex mehr oder minder gleichartiger Organe, der zu einer complicirten Function zusammentritt, bezeichnet man als ein Organsystem. Im Thierkörper unterscheiden wir das Eingeweide- oder Drüsensystem, das Muskelsystem, das Gefässsystem, das Nervensystem, das Knochensystem. Davon begreift das Eingeweide- und Muskelsystem in sich die Organe der ersten, das Gefäss- und Nervensystem die Organe der zweiten, das Knochensystem die Organe der dritten Gruppe.

3. Physikalische Eigenschaften der Gewebe.

§. 9. Aggregatzustand.

Die physikalischen Eigenschaften der Pflanzen- und Thiergewebe nähern sich nur an ihren äussersten Grenzen der physikalischen Beschaffenheit sonstiger Körper. An der einen Grenze ist das Gewebe eine consistente Flüssigkeit, an der andern ein fester Körper von der Dichte eines Minerals: aber zwischen diesen Extremen liegt eine Reihe von Zuständen, auf welche die den anorganischen Körpern entnommenen Bezeichnungen der Aggregatzustände nicht passen, und gerade diese Gewebe, die zwischen dem festen und flüssigen Zustand die Mitte halten, sind für die Functionen der Organismen von besonderer Wichtigkeit. Wir müssen für sie einen mittleren Aggregatzustand aufstellen, den wir als den festflüssigen bezeichnen können.

Dieser eigenthümliche Aggregatzustand ist nicht sowohl in dem Wassergehalt der Gewebe begründet, als in der besonderen Art, wie das Wasser in denselben enthalten ist. Auch die festen unorganischen Körper sind zuweilen reich an Wasser: aber es ist dann das Wasser entweder chemisch gebunden (als sogenanntes Hydrat- und Krystallwasser) und bildet mit der Substanz des Körpers eine feste Verbindung, oder das Wasser ist in Poren,

in Substanzlücken des Körpers enthalten. Der Aggregatzustand der organischen Gewebe hält zwischen diesen beiden Fällen die Mitte. Das Wasser ist nicht chemisch an die Gewebe gebunden, ebenso wenig wie an die Substanz der porösen Körper. Aber die Wasserentziehung hat auf das Gewebe einen weit intensiveren Einfluss als auf den porösen Körper. Der Aggregatzustand des letzteren wird nämlich nicht durch den Wassergehalt und daher auch nicht durch die Wasserentziehung geändert, das Gewebe aber geht, wenn es seines Wassers beraubt wird, aus dem fest-flüssigen in den festen Zustand über. Es erklärt sich dies daraus, dass in den Geweben das Wasser zwar wie in den porösen Körpern in den Zwischenräumen der festen Theile enthalten ist, dass aber diese wassererfüllten Zwischenräume in dem porösen Körper grössere Substanzlücken zwischen zusammenhängenden Molecülen fester Masse darstellen, während in dem Gewebe das Wasser wahrscheinlich in die äusserst feinen Zwischenräume zwischen die einzelnen Molecüle selbst eindringt. Die organischen Gewebe lassen sich somit definiren als Körper, deren Molecularzwischenräume von tropfbarer Flüssigkeit erfüllt sind.

Die nächste Aehnlichkeit mit der physikalischen Beschaffenheit organischer Gewebe hat z. B. ein mit Wasser durchkneteter Thon. Doch bleibt hier der grosse Unterschied, dass der Thonbrei aus einer Anzahl getrennter Körner besteht, zwischen welche das Wasser imbibirt ist, dass er also gar nicht ein einziger Körper, sondern aus vielen in Wasser suspendirten Körperchen zusammengesetzt ist. Dagegen besitzen die organischen Gewebe eine bestimmte Form, welche durch die Wasseraufnahme nicht wesentlich modificirt wird. Während die einzelnen Thonkörner vom eingedrungenen Wasser beliebig weit auseinandergerissen werden können, kann dasselbe die Molecularzwischenräume organischer Gewebe nur bis zu einer gewissen Grenze erweitern, indem die Anziehungskräfte der einzelnen Molecüle auf einander fortwährend wirksam bleiben. Die Gewebe haben ferner eine gewisse Aehnlichkeit mit den Lösungen. Auch in einer Salzlösung befindet sich das Wasser in den Zwischenräumen der Salzmolecüle. Aber die Lösung verhält sich darin wesentlich verschieden, dass bei ihr die Aufnahme der Molecüle des gelösten Körpers eine begrenzte ist. In der Lösung sind die festen Theile an das Wasser, in den Geweben ist das Wasser an feste Theile gebunden. Der Beweis dafür, dass die Gewebe im Allgemeinen feste Körper mit wassererfüllten Molecularzwischenräumen sind, liegt wesentlich in deren physikalischen Eigenschaften, namentlich in ihrer im Verhältniss zu dem Wassergehalt meist sehr grossen Cohäsion und vollkommenen Elasticität. Jene Zwischenräume haben übrigens ohne Zweifel eine sehr verschiedene Grösse, und hieraus erklärt sich die so äusserst verschiedene Festigkeit und Consistenz der Gewebe.

In den pflanzlichen Geweben wird der Grad der Consistenz hauptsächlich durch die Dicke der Cellulosemembran bestimmt, mit der sich die Zellen und Gefässe umgeben. Das Mark, dessen Zellmembranen wenig oder gar keine Verdickungsschichten besitzen, ist daher von der weichsten Beschaffenheit, ebenso sind die Blattgebilde, die aus jüngeren Zellen und Gefässen zusammengesetzt sind, von geringerer Festigkeit als die Rinde der Achsenorgane. Die

letztere wird aber wieder übertroffen durch das Holz, dessen Elemente die dicksten Celluloseschichten besitzen. Unter den thierischen Geweben der ersten Gruppe erreicht das Epithelialgewebe der äusseren Haut durch die Verhornung des Zelleninhaltes eine beträchtliche Festigkeit, während in den Epithelzellen der Schleimhäute und in den Drüsenzellen, ebenso in den Muskelzellen der Inhalt und daher auch das ganze Gewebe eine weichere Beschaffenheit behält. Bei den Geweben der zweiten Gruppe, den Nervenfasern und Haargefässen, ist der Inhalt vollkommen flüssig und läuft daher aus, sobald die Continuität der Membran unterbrochen wird, diese aber bekommt hier einen hohen Grad der Festigkeit. Bei den Geweben der dritten Gruppe endlich ist die Consistenz ganz und gar abhängig von der Intercellularsubstanz. Diese hat alle Grade der Festigkeit von der beinahe zerfliesslichen Masse des Gallertgewebes an bis zur Dichtigkeit der Knochensubstanz.

§. 10. Quellungsfähigkeit und specifisches Gewicht.

Die organischen Gewebe besitzen die Eigenschaft, Wasser in die Zwischenräume ihrer Molecüle aufzunehmen und dabei ihr Volum zu vergrössern. Diese Eigenschaft der Quellung verdanken die Gewebe den in ihre Zusammensetzung eingehenden Stoffen, namentlich den für die Gewebebildung wichtigsten, den Eiweissstoffen, Leimstoffen u. a., die man wegen ihres übereinstimmenden Verhaltens gegen Wasser zuweilen unter dem Namen der Colloïde (leimähnlichen Körper) zusammenfasst (Graham).

Jedes Gewebe hat ein Quellungsmaximum, d. h. es gibt eine Grenze, von wo an es kein Wasser mehr aufnimmt. Die Quellungsfähigkeit vermindert sich, wenn das Wasser feste Theile aufgelöst enthält, vorausgesetzt, dass die gelösten Stoffe nicht chemisch verändernd auf das Gewebe wirken. Dies hat darin seinen Grund, dass das imbibirte Wasser inniger festgehalten wird als der in dem Wasser gelöste Körper. Wenn man daher ein von Salzlösung imbibirtes Gewebe auspresst, so ist die zuerst erhaltene Flüssigkeit concentrirter als die zuletzt durch grössere Gewalt gewonnene, und im Ganzen ist demnach die imbibirte Flüssigkeit weniger concentrirt, als die zur Imbibition dargebotene (Ludwig). Als Quellungsverhältniss bezeichnet man diejenige Gewichtsmenge, welche von der Gewichtseinheit des imbibitionsfähigen Körpers im Maximum aufgenommen werden kann. Das Quellungsverhältniss verändert sich mit der Beschaffenheit des quellenden Gewebes, es nimmt ab mit der Concentration der Flüssigkeit und wächst mit der Temperatur.

Der Vorgang der Quellung kann definirt werden als eine Imbibition mit Volumzunahme. Ohne Volumänderung kommt die Imbibition bei manchen starren unorganischen Körpern, wie Gyps, gebranntem Thon, Marmor, vor. Zur Quellung gehört offenbar, dass ein Körper nicht nur leicht in seine Molecularzwischenräume Wasser aufnimmt, sondern dass sich auch seine Molecüle leicht verschieben, daher die quellungsfähigen Körper in der Regel schon an und für sich eine geringe Festigkeit besitzen. Wie das Wasser, so können auch andere

Flüssigkeiten als Quellungsmittel in Betracht kommen. So quillt z. B. Kautschuk in Alkohol und Aether. Zu den in Wasser quellungsfähigsten Substanzen gehört das Protoplasma der jugendlichen Zelle. Ebenso ist die Quellungsfähigkeit des Schleims, des Eiweisses, Leims, Lecithins, Amylums und Dextrins, des Gallertgewebes, der Pectinstoffe eine sehr grosse; geringer ist sie beim festen Bindegewebe, dem elastischen Gewebe, der Cellulose, dem Knorpel und Knochen. Durchweg nimmt ausserdem mit dem Altern der Gewebe die Quellungsfähigkeit ab.

Bei dem Ausdruck Colloïde für die quellungsfähigen Körper hat man meistens an einen Gegensatz gegen die krystallisirbaren Stoffe (Krystalloïde nach Graham) gedacht. In der That ist es richtig, dass die meisten Colloïde bis jetzt nicht im krystallisirten Zustande bekannt sind. Doch trifft dies nicht überall zu: ein Colloïd, das Hämoglobin des Blutes, ist bereits in Krystallen dargestellt, und es ist sehr wohl möglich, dass auch noch andere Colloïde, z. B. Eiweiss, im krystallisirten Zustand gewonnen werden *).

Vorzüglich wegen ihres Wasserreichthums ist das specifische Gewicht der organischen Gewebe ein sehr niedriges. Es erhöht sich daher bei der Eintrocknung. Auch das specifische Gewicht der getrockneten organischen Gewebe ist aber niedriger als dasjenige der meisten Mineralien, da die organischen Substanzen, welche das Gewebe zusammensetzen, schon an sich specifisch leicht sind. Die wichtigsten unter diesen Substanzen sind die Cellulose, die Eiweisskörper nebst ihren directen Abkömmlingen, die Fette und fettähnlichen Körper (Cholesterin, Lecithin u. s. w.). Von diesen Bestandtheilen sind die Fette leichter, die übrigen nur wenig schwerer als Wasser. So kommt es, dass unter allen thierischen Geweben das an Mineralbestandtheilen reichste, der Knochen, das höchste und das an fettähnlichen Körpern reichste, die Nervensubstanz, das kleinste specifische Gewicht besitzt.

Die Angaben über die specifischen Gewichte der Gewebe sind sehr schwankend. Offenbar kommen namentlich Verschiedenheiten nach Alter und Individualität vor. Folgendes sind Mittelzahlen für die wichtigsten Gewebe des menschlichen Körpers:

Knochen: 1,09	Arterie: 1,96
Elastisches Gewebe (Sehne): 1,12	Vene: 1,05
Muskel: 1,05	Nerv: 1,04.

§. 11. Cohäsion.

Die Cohäsion der organischen Gewebe ist im Allgemeinen eine geringere als diejenige unorganischer Körper. Unter den thierischen Geweben ist sie am höchsten für die Knochen, am kleinsten für die drüsigen

*) Ludwig, Lehrb. der Physiologie, Bd. 1. Graham, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 121.

Organe und das Gehirn. Beträchtlicher ist die Cohäsion der peripherischen Nerven. Sie rührt aber nicht eigentlich von den Nervenfasern, sondern von deren bindegewebiger und elastischer Umhüllung (dem Neurilemma) her. Da die letztere relativ stärker wird, je mehr der Nerv sich verzweigt, so nimmt die Cohäsion mit der Verzweigung der Nerven zu: sie ist an den feinsten Haut- und Muskelnerven grösser als an den Nervenstämmen.

Die Cohäsion der Gewebe ist um so kleiner, je grösser ihr Wassergehalt. Mit der Austrocknung wächst daher die Cohäsion beträchtlich, und die Reihenfolge, welche die Gewebe nach ihrer Cohäsion bilden, stimmt ungefähr überein mit der Reihenfolge, in welche sie nach ihrem Wassergehalte zu stellen sind. Sie ist folgende: Knochen, Sehnen, Nerven, Muskeln, Venen, Arterien, Darmhäute, Drüsen, Gehirn.

In einem früheren Bildungszustand der Gewebe ist, zusammenhängend mit dem grösseren Wasserreichthum, die Cohäsion derselben geringer als später, dagegen nimmt ebenso das alternde Gewebe fast immer wieder an Cohäsion ab, obgleich hier der Wassergehalt meist nicht vergrössert, sondern verringert wird. Diese Cohäsionsabnahme des Alters, die im Thierleibe namentlich die Knochen und Muskeln trifft, muss daher auf eine Veränderung der das Gewebe zusammensetzenden festen Substanzen bezogen werden.

Man misst die Cohäsion oder die Eigenschaft eines Körpers einer äussern Gewalt, die ihn zu trennen strebt, Widerstand zu leisten, durch die Cohäsionsgrenze, d. h. durch diejenige Kraft, die gerade hinreichend ist, um den Körper zu zerreissen. Es ist nun aber die Gewichtskraft, deren man zum Zerreissen eines Körpers bedarf, um so grösser, je grösser der Querschnitt des Körpers ist. Man bezieht daher die Cohäsion, wo es sich um Vergleichung verschiedener Körper handelt, immer auf eine bestimmte Einheit des Querschnitts, und nennt sonach Cohäsion dasjenige Gewicht in Kilogrammen, das, wenn es auf einen Körper von 1 Quadratmillimeter Querschnitt einwirkt, den Zusammenhang desselben aufhebt.

Folgende Mittelzahlen ergeben sich aus den Messungen Wertheim's:

Knochen: 7,76	Nerv: 0,93
Sehne: 6,94	Arterie: 0,16
Muskel: 0,054	Vene: 0,12.

Der Knochen besitzt zugleich eine grosse rückwirkende Festigkeit: er widersteht bedeutenden Druckkräften, die ihn zu zertrümmern streben. In Versuchen von Rauber betrug das Gewicht, welches zum Zertrümmern eines Knochenwürfels von 5 Mm. Dicke erforderlich war, an der compacten Substanz der verschiedenen Extremitätenknochen zwischen 1100 und 2300 Kilogr. Viel geringer ist die Festigkeit der spongiösen Substanz; sie erreicht höchstens 100 Kilogr. Ungefähr auf dieselbe Grösse sinkt die Cohäsion der compacten Substanz, wenn ihr entweder die organischen Stoffe oder die Kalksalze entzogen werden.

Die Abnahme der Cohäsion des Muskels mit dem Alter zeigt folgende Versuchsreihe Wertheim's:

Alter in Jahren	Cohäsion in Kilogr.
1	0,07
30	0,026
74	0,017.

Eine allmälige Abnahme erfährt die Cohäsion der Gewebe nach dem Tode in Folge der Fäulniss. Diese Abnahme macht sich bei den einzelnen Geweben in sehr verschiedener Zeit geltend. An der Muskelsubstanz tritt sie in der Regel zwei Tage nach dem Tode schon ein *).

§. 12. Elasticität.

Aehnlich der Cohäsion verhält sich die Elasticität der Gewebe. Die feuchten Gewebe haben sämmtlich eine sehr kleine Elasticität, d. h. sie setzen äusseren formändernden Kräften nur einen geringen Widerstand entgegen. Die weichen wasserreichen Gewebe, wie das Gehirn, die Drüsen und fast alle Gewebe in einem früheren Bildungszustand, besitzen zugleich eine unvollkommene Elasticität, d. h. sie kehren, nachdem die formändernden Kräfte aufgehört haben zu wirken, nicht mehr vollkommen zu ihrer frühern Form zurück. Die meisten ausgebildeten Gewebe dagegen, namentlich die Muskelsubstanz und das elastische Gewebe (das eben von dieser Eigenschaft seinen Namen trägt), sind sehr vollkommen elastisch, die äusseren Kräfte müssen schon bedeutend sein, um, wenn sie aufhören zu wirken, eine bleibende Formänderung zu hinterlassen.

Während man mit Cohäsion den Widerstand eines Körpers gegen seine Trennung bezeichnet, nennt man Elasticität seinen Widerstand gegen jede Formänderung. Die Grösse dieses Widerstandes misst man nach der Grösse der Formänderung, welche eine bestimmte äussere Kraft dem Körper zu geben vermag. Die Elasticität eines Körpers ist also gross, wenn beträchtliche Kräfte nöthig sind, um seine Form zu ändern, sie ist klein, wenn er schon durch geringe Kräfte eine bedeutende Formänderung erfährt. Davon verschieden ist die Vollkommenheit der Elasticität, unter welcher man das Streben eines Körpers seine ursprüngliche Form wieder herzustellen versteht. Die Elasticität des Bleis ist z. B. gross aber unvollkommen, die Elasticität des Kautschuk klein aber vollkommen.

Da man unter Elasticität überhaupt die Kraft des Widerstands gegen Formänderungen versteht, so kann man die Elasticität der Körper nicht bloss messen, indem man sie durch Gewichte dehnt, sondern auch indem man sie zusammendrückt oder in longitudinale oder transversale Schwingungen versetzt. Die Widerstände gegen Dehnung, Zusammendrückung oder gegen schwingungerregende Kräfte verhalten sich natürlich gleich. Je weniger ein Körper dehnbar ist, um so schwieriger lässt er sich auch zusammendrücken, und um so rascher vibrirt er, wenn man ihn in Schwingung versetzt, um seine Gleichgewichtslage.

---

*) Wertheim, annales de chimie et de physique, 3me série, t. XXI, 1847. Rauber, Elasticität und Festigkeit der Knochen, 1876.

Die wasserarmen Pflanzen- und Thiergewebe, wie das Holz, die Knochensubstanz, die eine grosse Elasticität besitzen, verhalten sich dehnenden Gewichten gegenüber ebenso wie die starren unorganischen Körper: die Verlängerungen, welche sie durch Gewichte erfahren, sind nämlich den Gewichten proportional. Bei den weichen Geweben von kleiner, obgleich oft vollkommener Elasticität dagegen sind die durch grosse Gewichte erzeugten Verlängerungen verhältnissmässig geringer als diejenigen, die durch kleine Gewichte hervorgebracht werden. Die Ursache dieser Erscheinung liegt allein in der grösseren Dehnbarkeit der weichen Gewebe, vermöge deren sie schon durch kleine Gewichte so grosse Dehnungen erfahren, wie sie bei den starren Körpern gar nicht möglich sind, weil bei diesen viel früher die Cohäsionsgrenze überschritten wird. Die Anwendung beträchtlicher Gewichtsunterschiede lässt jedoch auch bei den starren Körpern eine Abweichung von dem Gesetz der Proportionalität der Dehnungen mit den Gewichten erkennen, die nach derselben Richtung stattfindet wie bei den weichen Geweben.

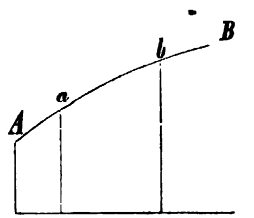


Fig. 4. Elasticitätsgesetz.

Das Gesetz der elastischen Formänderungen lässt sich daher für alle Körper, die weichen organischen Gewebe mit eingeschlossen, folgendermassen darstellen. Man errichte auf horizontalen Abscissen, welche die formändernden Kräfte (die Gewichte) bedeuten, senkrechte Ordinaten, welche die ihnen entsprechenden Formänderungen ausdrücken: so werden innerhalb enger Grenzen der Dehnungen gleichen Abscissenzunahmen gleiche Ordinatenzunahmen entsprechen, innerhalb weiterer Grenzen aber werden die Ordinaten nicht mehr im gleichen Verhältniss mit den Abscissen, sondern langsamer wachsen. So weichen z. B. in der Curve A B die Ordinaten (die Dehnungen) von A bis a nicht merklich von der Proportionalität mit den Abscissen (den Gewichten) ab, dieses Stück der Curve nähert sich daher sehr einer geraden Linie. Betrachtet man aber ein grösseres Stück A b, so nehmen hier die späteren Ordinaten nicht mehr proportional, sondern langsamer zu, die Curve wird daher gekrümmt und kehrt ihre Concavität gegen die Abscissenaxe. Der Unterschied zwischen den starren Körpern und den weichen Geweben besteht nun allein darin, dass wir bei jenen auch bei den stärksten Belastungen auf das kleine Stück A a ihrer Dehnungscurven beschränkt bleiben, während wir bei den letzteren schon durch kleine Belastungen diese Grenze überschreiten.

Während für engere Grenzen der Formveränderung die Abhängigkeit der Dehnungen von den Gewichten durch eine gerade Linie dargestellt wird, stimmt dieselbe innerhalb weiterer Grenzen mit einer Hyperbel überein. Für die starren Körper genügt im Allgemeinen die gerade Linie, für die weichen Gewebe die Hyperbel. Wo die Formänderungen sehr bedeutend sind, reicht aber selbst die

Hyperbel nicht mehr aus, sondern man muss eine Curve dritten, vierten Grades u. s. f. nehmen, um das Gesetz der Formänderungen auszudrücken.

Die organischen Gewebe zeigen, abgesehen von der bedeutenderen Formänderung, deren sie fähig sind, noch ein anderes Phänomen, durch welches sie sich vor den unorganischen Körpern auszeichnen. Es besteht dies darin, dass sie, nachdem eine äussere Kraft momentan eine bestimmte Formänderung erzeugt hat, noch längere Zeit langsam in derselben Richtung ihre Form zu verändern fortfahren. Wenn man also ein Gewebe durch ein Gewicht gedehnt hat und nun das Gewicht an dem Gewebe hängen lässt, so erfährt das letztere eine nachträgliche Dehnung, die immer langsamer verläuft und nach Tagen und selbst Monaten noch nicht völlig ihr Ende erreicht hat. Man bezeichnet diese nachträgliche Formänderung als elastische Nachwirkung. Auch dieses Phänomen kommt an jedem elastischen Körper vor: nur ist die Nachwirkung an den starren Körpern viel geringer und erreicht viel schneller ihr Ende als an den weichen Geweben. Wahrscheinlich ist diese Abweichung ebenfalls allein von der grösseren Dehnbarkeit der Gewebe abhängig.

Dasjenige Gewicht, welches einen Körper von 1 □Mm. Querschnitt und 1 Meter Länge um 1 Meter verlängern würde (vorausgesetzt, dass eine so bedeutende Formänderung nicht die Cohäsionsgrenze überstiege), nennt man den Elasticitätscoëfficienten des Körpers. Die folgenden Zahlen geben die unter dieser Voraussetzung erhaltenen Elasticitätscoëfficienten einiger der wichtigeren Gewebe von der Belastung 0 aus

Knochen: 2264
Sehne: 1,6693 Muskel: 0,2734
Nerv: 1,0905 Arterie: 0,0726.

Wie klein der Elasticitätscoëfficient der Gewebe ist, fällt in die Augen, wenn man erwägt, dass derselbe z. B. für Gussstahl = 19881 gefunden wurde.

Die Elasticitätsverhältnisse der organischen Gewebe sind von Ed. Weber, Wertheim, Volkmann und mir untersucht worden. Die drei erstgenannten Beobachter hielten die aufgefundenen Verschiedenheiten für specifische; sie glaubten, das Gesetz der Formänderungen werde für die starren unorganischen Körper allgemein durch eine gerade Linie, für die organischen Gewebe durch eine Hyperbel oder eine ähnliche Curve ausgedrückt. Dass diese Anschauung unrichtig ist, und dass die Abweichung in den Elasticitätserscheinungen der Gewebe nur auf ihrer grösseren Dehnbarkeit beruht, habe ich durch die Untersuchung ihrer elastischen Eigenschaften sowie durch Vergleichung der Grenzen des Proportionalgesetzes bei unorganischen und organischen Körpern nachgewiesen. Mit meinen Versuchen stimmen die Beobachtungen von Donders an lebenden Muskeln und von Braune an Venen überein *).

---

*) Ed. Weber, Muskelbewegung, Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 3, Abth. 2. Wertheim a. a. O. Volkmann, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1859. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, und Zeitschrift für rat. Medicin, 3. R., Bd. 7. Braune, Festgabe zu C. Ludwig's Jubiläum, 1875, I.

§. 13. Optische Eigenschaften.

1) Lichtbrechung. Alle organischen Gewebe besitzen ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als das Wasser. Messungen an den verschiedenen Geweben sind nicht ausgeführt. Doch können wir auf den relativen Brechungsindex derselben aus der Stärke der Umrisslinien schliessen, welche sie bei mikroskopischer Beobachtung zeigen. So unterscheiden wir schon die Bestandtheile der Zelle, Membran, Inhalt, Kern u. s. w., lediglich durch ihr verschiedenes Brechungsvermögen. Wenn zwei Gewebsbestandtheile von gleichem Brechungsvermögen an einander grenzen, so ist optisch kein Unterschied derselben wahrzunehmen. Alle Gewebe, deren Bestandtheile keinen merklich verschiedenen Brechungsindex besitzen, erscheinen daher homogen. Unter den in die Zusammensetzung der Gewebe eingehenden Stoffen brechen die flüssigen Fette das Licht am stärksten. Ein ebenfalls starkes Brechungsvermögen besitzen die elastische und Hornsubstanz. Von ziemlich gleicher Brechkraft sind die eiweissartigen Körper, die leimgebenden Intercellularsubstanzen, die Schleimstoffe. Die geringste Brechkraft besitzen jene wässerigen Lösungen, welche die Vacuolen der Pflanzenzellen erfüllen und das Plasma der thierischen Säfte bilden.

2) Farbenabsorption. In dünnen Schichten erscheinen die meisten Pflanzen- und Thiergewebe farblos. Lässt man dagegen dickere Schichten durchstrahlen, so werden einzelne Farbestrahlen in merklich stärkerem Grad absorbirt als andere. Die pflanzlichen Gewebe haben nach Sachs die Eigenschaft vorzugsweise die brechbarsten Strahlen zu absorbiren, sie erscheinen daher bei zunehmender Dicke zuerst gelb und endlich roth*). Auch für die thierischen Gewebe scheint die nämliche Regel zu gelten. Das Epithelialgewebe, der Knorpel erscheinen in dickeren Schichten gelblich. Die meisten andern Thiergewebe führen Blut, dem sie ihre Färbung verdanken. Viele Gewebe des Pflanzen- und Thierreichs endlich erhalten durch in ihnen abgelagerte Farbstoffe ihre besonderen Färbungen. Wo intensivere Färbungen existiren, werden manche Strahlen ganz ausgelöscht, in dem Spektrum des durchstrahlten Körpers fehlen dann entweder einzelne Theile, oder es treten in demselben dunkle, den Fraunhofer'schen Linien parallele Streifen, Absorptionsstreifen, auf. So zeigen das Chlorophyll und andere Pflanzenfarbstoffe, der Blutfarbstoff und seine Umwandlungsproducte, gewisse Gallenfarbstoffe u. s. w. Absorptionsstreifen in verschiedenen Theilen des Spektrums. (Vgl. spec. Physiol.)

3) Doppelbrechung. Von grosser Bedeutung ist das Verhalten der Gewebe gegen das polarisirte Licht, da dasselbe einen Einblick in die Molecularstructur der organisirten Gebilde gewährt. Ein Körper, dessen Molecüle nach allen Richtungen in gleicher Weise angeordnet sind, bricht

*) Jul. Sachs, Experimentalphysiologie der Pflanzen. 1865.

das Licht einfach; ein Körper, dessen Molecüle sich nach verschiedenen Richtungen in ungleicher Dichte an einander reihen, bricht es doppelt, er zerlegt einen ihn durchsetzenden Lichtstrahl im Allgemeinen in zwei Strahlen, welche senkrecht zu einander polarisirt sind, deren Schwingungen also in zwei zu einander senkrechten Ebenen erfolgen. Das gewöhnliche Glas ist z. B. ein einfach brechender Körper (ein isotropes Medium). Comprimirt oder dehnt man aber eine Glasplatte in einer Richtung, so wird sie doppelbrechend (zum anisotropen Medium). Die doppelbrechenden Körper können entweder, wie in dem letztgenannten Beispiel, nach einer Richtung das Licht stärker oder schwächer brechen als in den darauf senkrechten Richtungen, in welchen sämmtlich ihr Brechungsvermögen gleich ist, oder das Licht kann sich in ihnen nach drei zu einander senkrechten Richtungen mit verschiedener Geschwindigkeit fortpflanzen. In der unorganischen Natur bieten uns die Krystalle Beispiele aller drei möglichen Fälle dar: die Krystalle des tesseralen oder regelmässigen Systems sind isotrop, bei den tetragonalen und hexagonalen Formen, die eine ungleiche und zwei oder drei darauf senkrechte gleiche Axen besitzen, ist in der Richtung der ungleichen Axe das Brechungsvermögen grösser oder kleiner, man bezeichnet ersteres als positive, letzteres als negative Doppelbrechung, und die hierher gehörigen Körper werden optisch einaxige genannt. Die übrigen Krystallsysteme sind sämmtlich durch drei Axen mit ungleicher Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes charakterisirt; man bezeichnet sie, weil sich in ihnen zwei (übrigens mit keiner Krystallisationsaxe zusammenfallende) Axen vorfinden, welche sich der Hauptachse der einaxigen Körper analog verhalten, als optisch zweiaxige Körper.

Bei den organisirten Körpern kommen nun gleichfalls alle Fälle vor, die wir in der unorganischen Natur finden. Auch hier gibt es nicht nur isotrope Medien, sondern auch optisch einaxige und zweiaxige Körper. Die meisten ausgebildeten Gewebe zeigen Doppelbrechung. Häufig ist dieselbe über die verschiedenen Elementarbestandtheile eines und desselben Gewebes in verschiedenem Grade und mit wechselnder Richtung der optischen Axen vertheilt. Da nun in der unorganischen Natur die Krystallbildung ein Ausdruck derselben Anordnung der Molecüle nach gewissen Hauptrichtungen ist, die sich uns in dem optischen Verhalten kundgibt, so werden wir den organisirten Körpern im Allgemeinen eine krystallinische Structur zuschreiben müssen und es aus anderweitigen Momenten abzuleiten haben, dass diese Structur nicht auch in der äusseren Form sich ausprägt, dass also für das blosse Auge die Gewebe und ihre Bestandtheile in der Regel nicht krystallisirt erscheinen. In dieser Beziehung gibt das Verhalten der Gewebe gegen Druck und Dehnung einigen Aufschluss. Wie man eine isotrope Glasplatte durch einseitige Compression oder Dehnung zum doppelbrechenden Medium machen kann, so lässt sich umgekehrt ein doppelbrechender Krystall auf demselben Weg in ein isotropes Medium zurückverwandeln. Von den organischen Geweben, welche nach jeder Richtung leicht comprimirt oder

gedehnt werden können, sollte man hiernach erwarten, dass sie optisch äusserst wandelbare Gebilde seien. Dies ist aber nicht der Fall. Die optischen Eigenschaften dieser Körper werden, wenn man dieselben comprimirt oder dehnt, nicht merklich verändert. Wir müssen hieraus schliessen, dass die Gewebe doppelbrechende Molecüle in einem einfach brechenden Medium suspendirt enthalten, und dass jene Molecüle ebenso wenig an den durch Druck oder Dehnung bewirkten Formänderungen wie an der Imbibition einen Antheil nehmen; d. h. die Molecüle selbst sind Krystalle, werden aber durch die zwischen ihnen befindliche Kittsubstanz am Zusammentreten zu grösseren Krystallindividuen gehindert.

4) Circumpolarisation. Eine Bestätigung gewinnt die obige Anschauung durch die in den Lösungen vieler organischer Stoffe auftretenden Erscheinungen der Circumpolarisation. Diese wird an solchen Krystallen beobachtet, welche aus in einander geschobenen Krystallformen mit zu einander geneigten Axen zusammengesetzt sind (Quarz, Wein- und Traubensäure, Zucker u. s. w.). Sie wird ausserdem an den Lösungen der auf diese Weise krystallisirenden Stoffe gefunden. Wir müssen hieraus zugleich schliessen, dass in derartigen Lösungen der gelöste Körper in der Form molecularer Krystallindividuen enthalten ist. Nun besitzen sämmtliche Albuminstoffe, das Glutin und Chondrin, die Stärke u. s. w. in ihren Lösungen die Eigenschaft der circularen Polarisation (vgl. §. 16 u. 17). Es ist daher wahrscheinlich, dass diese Lösungen ebenfalls aus molecularen Krystallen bestehen.

Man hat die doppelbrechenden Eigenschaften der Pflanzen- und Thiergewebe entweder 1) aus einer nach verschiedenen Richtungen ungleichen Spannung oder 2) aus der Polarisirung des Lichtes beim Durchsetzen feiner Gewebsspalten oder endlich 3) aus ursprünglich doppelbrechenden Eigenschaften der Molecüle abgeleitet. Die erste dieser Ansichten wird dadurch widerlegt, dass Ausdehnung und Zusammendrückung ebenso wie Zerschneidung der Gewebe im Allgemeinen die doppelbrechenden Eigenschaften nicht aufhebt. Die zweite Annahme, bei welcher man hauptsächlich an die Alveolen der Pflanzenzellmembran gedacht hat, erledigt sich dadurch, dass wir doppelbrechende Eigenschaften bei vielen, namentlich thierischen Geweben beobachten, an denen keine Spaltenbildung zu bemerken ist. Gegen die dritte Ansicht, der wir uns oben angeschlossen haben, wurde angeführt, sie erkläre nicht die Veränderungen der doppelbrechenden Eigenschaften, die meistens bei der Wasserimbibition der Gewebe eintreten. Ein in Wasser quellendes Gewebe vermindert nämlich in der Regel seine Doppelbrechung mehr als der aufgenommenen Wassermenge entspricht. Analog verhalten sich aber jene Lösungen, welche den polarisirten Lichtstrahl drehen. Viele dieser Lösungen verändern ihr Drehungsvermögen gegenüber dem polarisirten Lichtstrahl in einer solchen Weise, dass dem Lösungsmittel ein Einfluss auf die in ihm suspendirten Krystallmolecüle zugeschrieben werden muss, indem das Drehungsvermögen entweder mehr oder minder abnimmt, als der zugefügten Menge des indifferenten Lösungsmittels entsprechen würde. Es liegt daher die Annahme nahe, dass in einer Lösung sowohl wie in

einem von Wasser getränkten Gewebe das Wasser einen Einfluss auf die Form der doppelbrechenden Molecüle ausüben kann.

Wir lassen nun einige Angaben über die doppelbrechenden Eigenschaften der wichtigeren Gewebe folgen.

In den Cellulosewandungen der Zellen und Gefässe der Pflanzen läuft im Allgemeinen die optische Hauptaxe in der Richtung des Radius der Zellen und Gefässe, und diese verhalten sich im Innern der Pflanze negativ, in den oberflächlichen Schichten positiv. Daraus folgt, dass die Elasticität der Zellwandung erst gegen die Oberfläche hin in der radialen Richtung, in der sich die Verdickungsschichten auflagern, zum Uebergewicht kommt, während sie im Innern der Pflanze im Gegentheil in den tangentialen Richtungen grösser ist.

In den thierischen Geweben fällt die optische Axe durchweg mit einer Hauptrichtung des Gewebes zusammen. Im frischen Zustand ist die Doppelbrechung häufig nur schwach ausgeprägt, tritt dann aber deutlich bei der Eintrocknung hervor, so namentlich bei der Linse, dem elastischen und Bindegewebe. Fast alle thierischen Gewebe lassen sich als einaxig betrachten, d. h. ihre Elasticität ist in allen auf die Hauptaxe senkrechten Richtungen annähernd gleich, in dieser selbst aber grösser oder kleiner als in den übrigen Richtungen.

Sehr schwach doppelbrechend ist das Bindegewebe, namentlich in seinem jugendlichen Zustand; übrigens liegt seine optische Axe in der Längsrichtung der Fibrillen, und es ist in Bezug auf diese positiv. Ebenso verhält sich das stärker doppelbrechende elastische Gewebe. In dem Knorpel wird sowohl von der Grundsubstanz, als von den Knorpelkapseln das Licht doppelt gebrochen, doch ist der embryonale Knorpel nach Ranvier isotrop; wahrscheinlich tritt also die Doppelbrechung erst in Folge des bei dem Wachsthum stattfindenden Druckes ein, analog der Doppelbrechung einer comprimirten Glasplatte. Die Grundsubstanz des Knochens besteht nach Ebner wahrscheinlich aus positiv einaxigen Elementen, die mit ihren optischen Axen den langen Durchmessern der Knochenkörperchen parallel gestellt sind, ausgenommen in der unmittelbaren Umgebung der Knochenkanälchen, wo sie diesen parallel liegen. An den Nerven muss man die doppelbrechenden elastischen Bündel des Neurilemmas, deren Axe zur Axe des Nerven gewöhnlich schräg gestellt ist, und die gleichfalls doppelbrechende Inhaltsmasse unterscheiden. Die letztere theilt sich in das Nervenmark und den Axencylinder, von denen das erstere stärker, der letztere schwächer doppelbrechend ist, und deren optische Axen beide mit der Längsaxe des Nerven zusammenfallen. Das Nervenmark verhält sich negativ, der Axencylinder positiv in Bezug auf diese Axe. In den quergestreiften Muskelfasern bilden die durch die Längs- und Querstreifen entstehenden Elemente stark doppelbrechende Körperchen, die mit ihrer optischen Axe nach der Längsrichtung orientirt sind und zu dieser sich positiv verhalten. (Vgl. die Physiol. der Muskeln.) Die glatten Muskelfasern verhalten sich ebenfalls positiv in Bezug auf ihre Längsaxe, zeigen aber keinen Wechsel von doppelbrechenden und einfachbrechenden Elementen. Sehr stark doppelbrechend sind die Oberhautzellen, die Nägel und Haare. Viele unter diesen Geweben, namentlich die stark verhornten und vertrockneten sind zweiaxig. Die Krystalllinse, die im frischen Zustand nur sehr schwach doppelbrechend ist, erhöht ihre doppelbrechende Kraft, wenn sie sich getrübt

hat, getrocknet oder mit Weingeist behandelt worden ist. Sie zeigt die Merkmale eines einaxig-negativen Körpers *).

§. 14. Elektrische Eigenschaften.

Elektrische Erscheinungen können an Pflanzen- und Thiergeweben unter folgenden Bedingungen auftreten:

1) Reibungselektricität. Spuren statischer Elektricität entstehen überall wo zwischen wasserarmen epidermoidalen Gebilden (den Haaren, der äusseren Epidermis) und andern Körpern von rauher Oberfläche eine Friction stattfindet. So ist häufig an der Haut des Menschen freie Elektricität wahrgenommen worden, welche ohne Zweifel in der Reibung zwischen der Epidermis und den Kleidern ihren Grund hatte. Eine physiologische Bedeutung haben diese Erscheinungen nicht**).

2) Capillare Flüssigkeitsströme und Ströme durch chemische Differenz der Gewebe. An jeder Pflanze lassen sich elektrische Ströme beobachten, wenn einerseits eine blossgelegte Stelle des Innern, z. B. ein Stengel- oder Wurzeldurchschnitt, und anderseits ein Punkt der äussern Oberfläche, Rinde oder Blatt, mit den Enden einer galvanometrischen Vorrichtung ableitend berührt werden. Dabei verhält sich meistens das Innere der Pflanze negativ zu ihrer Oberfläche; so ist z. B. das Mark eines Stengels negativ, während Cambium und Epidermis positiv sind (Buff, Jürgensen, Becquerel). Es lässt sich schwer entscheiden, inwieweit diese Gegensätze durch chemische Unterschiede veranlasst oder auf elektrische Ströme zurückzuführen sind, analog denen, welche Quincke bei der Bewegung von Flüssigkeiten durch Capillarräume entstehen sah. Zweifellos chemischen Ursprungs sind die im thierischen Körper zwischen sauer und alkalisch reagirenden Organen, z. B. zwischen Magenschleimhaut und Leber, nachweisbaren Gegensätze, wobei sich die saure Oberfläche elektronegativ verhält (Donné). Die hierbei auftretenden Ströme sind übrigens nicht in den Geweben präformirt, sondern sie entstehen erst in Folge der Berührung derselben mit den stromnachweisenden Vorrichtungen ***).

---

*) Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. 15. Nägeli, Münchener Akademieberichte, 1862. Valentin, Untersuchung der Pflanzen- und Thiergewebe im polarisirten Licht, 1861. Ranvier, traité technique d'histologie, 1875. Ebner, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 70.

**) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Elektricität. Bd. 1.

***) Du Bois-Reymond a. a. O. Buff, Annal. der Chem. u. Pharm. Bd. 89. Jürgensen, Studien des physiol. Instituts zu Breslau, 1. E. Becquerel, compt. rend. 1875, t. 81. Quincke, Poggendorff's Annalen, Bd. 107.

3) Elektromotorisch wirksame Elementartheile. Hierher rechnet man die Ströme der elektrischen Fische sowie den Nerven- und Muskelstrom. Auch die an einzelnen Pflanzengeweben beobachtete Elektricitätsentwicklung gehört vielleicht hierher. So zeigt sich am Blatte der Dionaea muscipula jeder Punkt der Mittelrippe positiv gegenüber jedem Blattpunkte, der in einer zu dem betreffenden Punkte der Mittelrippe senkrecht gezogenen Querlinie gelegen ist, und die Mittelrippe selbst hat ihre positivsten Punkte etwa am vorderen Ende ihres hintersten Drittels, so dass sich gegen diesen Punkt wieder alle vorderen Theile der Mittelrippe negativ verhalten (Sanderson, H. Munk). Der Sitz dieser elektrischen Kräfte sind die Parenchymzellen des Blattes, in welchen man daher elektromotorische Elementartheile annimmt, deren Axe quer gestellt ist, und in deren jedem die positive Elektricität von der Mitte nach den am Ende der Axe gelegenen Polen getrieben wird (Munk). Unter den elektrischen Fischen sind namentlich drei näher untersucht, der Zitterrochen (Torpedo), der Zitteraal (Gymnotus) und der Zitterwels (Malapterurus electricus). Die elektrischen Organe dienen diesen Thieren als Mittel der Vertheidigung, indem sie elektrische Schläge von bedeutender Stärke entwickeln, durch welche andere Thiere betäubt werden können. Im Allgemeinen bestehen die Organe aus prismatischen Säulchen, die durch nervenreiche Membranen theils in der Längsrichtung von einander gesondert, theils in horizontale Fächer eingetheilt sind. Sehr bedeutende Nervenstämme treten vom Gehirn, beim Zitterrochen von einem besonderen Gehirntheil (dem lobus electricus), zu den Organen heran. Die elektrischen Ströme, welche durch willkürliche Innervation dieser Organe entstehen, haben eine constante Richtung, sie sind z. B. beim Zitterrochen von der Rücken- zur Bauchfläche, beim Zitteraal vom vordern zum hintern Ende des Organs gerichtet. Auch im nicht innervirten Zustand zeigen die Organe Ströme derselben Richtung, die übrigens bedeutend schwächer sind. Da die elektrischen Eigenschaften der Nerven und Muskeln zu ihren übrigen Functionen in inniger Beziehung stehen, so werden dieselben in der speciellen Physiologie eingehender betrachtet. Hier sei nur erwähnt, dass jene Gewebe in elektrischer Beziehung sich vollkommen analog den elektrischen Organen der Fische verhalten. Es versteht sich übrigens von selbst, dass bei allen den hier genannten Pflanzen- und Thiergeweben mit der Zurückführung auf elektromotorische Elementartheile die letzte Erklärung der elektrischen Eigenschaften noch nicht gegeben ist, sondern dass immer noch die Aufgabe bleibt, zu bestimmen, aus welchen chemischen oder andern molecularen Bewegungsvorgängen innerhalb der vorausgesetzten Elementartheile jene Eigenschaften hervorgehen*).

*) Sanderson, med. Centralblatt 1873. H. Munk, Arch. für Anat. und Physiol. 1876. Ueber elektrische Fische: du Bois-Reymond, Monatsber. der Berliner Akademie. 1857, 58 und 61. Boll, Arch. für Anat. und Physiol. 1875. Babuchin ebend. 1876.

4) Ströme unbekannten Ursprungs. An Haut- und Schleimhautflächen, die von einer dichtgedrängten Menge secernirender Drüsen erfüllt sind, lassen sich Ströme nachweisen, deren Richtung regelmässig vom offenen zum geschlossenen Ende der Drüsen geht. So hat in der Froschhaut überall eine von aussen nach innen gerichtete elektromotorische Kraft ihren Sitz. In der Magenschleimhaut sind Ströme nachweisbar, welche von der freien inneren nach der äusseren, der Muskelschichte zugewandten Fläche gehen. Schwächere Ströme von derselben Richtung zeigt die Darmschleimhaut. Es ist noch nicht sichergestellt, ob diese Erscheinungen in elektrochemischen Gegensätzen der Gewebe oder in elektromotorisch wirksamen Elementartheilen ihren Ursprung haben.

Die Drüsenströme sind von du Bois-Reymond zuerst an der Froschhaut nachgewiesen worden. Er fand, dass, wenn man die äusere und innere Fläche dieser Haut mit in Kochsalzlösung getränkten Bäuschen, welche die Enden eines empfindlichen Galvanometers bilden, berührt, die Nadel einen starken Strom anzeigt, der in der Froschhaut von aussen nach innen geht. Dieser Strom nimmt jedoch dadurch allmälig ab, dass die elektromotorischen Flächen, namentlich die äussere, durch die Berührung mit der Kochsalzlösung bald unwirksam werden. Man kann daher auch von der äusseren Fläche allein Ströme erhalten, wenn man die Bäusche an zwei Stellen derselben successiv anlegt. Es geht dann immer der Strom von der frischen Berührungsfläche, als der stärkeren, zu der älteren. Nach Röber zeigen diese Ströme bei Reizung der Hautnerven eine negative Schwankung *).

4. Chemische Bestandtheile der Organismen.

§. 15. Chemische Eigenschaften der in den Organismen vorkommenden Verbindungen.

1) Allgemeiner Charakter der organischen Verbindungen. Die Eigenschaften der chemischen Verbindungen, aus welchen die Organismen zusammengesetzt sind, resultiren aus den Eigenschaften der Elemente, welche in jene Verbindungen eingehen. Unter diesen Elementen nimmt aber der Kohlenstoff die hervorragendste Stelle ein. Nicht nur enthalten alle Verbindungen, aus denen die Zelle besteht, sondern auch die nächsten aus denselben in den Organismen oder ausserhalb gebildeten Umwandlungsproducte den Kohlenstoff als wesentlichen Bestandtheil. Viele der Kohlenstoffverbindungen, welche durch die Function der lebenden Zelle erzeugt werden, sind in neuerer Zeit künstlich, zum Theil aus rein unorganischen

*) Du Bois-Reymond, a. a. O. Bd. 2, 2. Rosenthal, Arch. für Anat. u. Physiol. 1865. Röber ebend. 1869.

Materialien, nachgebildet worden; andere Kohlenstoffverbindungen sind überhaupt nur künstlich erzeugt, aber sie gleichen jenen Producten des Lebensprocesses so sehr in ihrem allgemeinen chemischen Verhalten, dass sie mit ihnen zu den organischen Verbindungen gezählt werden. Die neuere Chemie gebraucht daher auch die Ausdrücke »organische Verbindungen« und »Kohlenstoffverbindungen« als gleichbedeutend.

Der Kohlenstoff zeichnet sich durch seine Eigenschaft aus, mit andern Elementen sehr zusammengesetzte Verbindungen zu bilden, welche leicht in einfachere Bestandtheile zerfallen, die selbst aber aus einer Mehrzahl von Elementen bestehen, und an denen daher ein ähnlicher Zerfall in einfachere Verbindungen nochmals sich wiederholen kann. Einzelne kohlenstoffhaltige Atomgruppen gewinnen dadurch, dass sie in einer grossen Zahl von Verbindungen als constante Bestandtheile wiederkehren und diesen Verbindungen gewisse gemeinsame Eigenschaften verleihen, eine grosse Analogie mit den Elementen der unorganischen Chemie: man hat sie als Radicale bezeichnet. Derartige Radicale sind die Kohlenwasserstoffe (z. B. CH_3 Methyl, C_2H_5 Aethyl u. s. w.), das Cyan (CN) und das Kohlenoxyd (Carboxyl CO). Kohlenstofffreie Verbindungen, wie Amid (NH_2), Untersalpetersäure (NO_2), schweflige Säure (SO), Hydroxyl (HO), pflegen zwar auch als zusammengehörige Atomgruppen in organische Verbindungen einzutreten, aber sie bilden wechselndere Bestandtheile derselben, man pflegt sie daher nicht zu den Radicalen zu rechnen. Es können sich diese wandelbareren Atomgruppen mit den verschiedensten kohlenstoffhaltigen Radicalen verbinden, ähnlich wie in der unorganischen Chemie der Sauerstoff und Wasserstoff mit den verschiedensten andern Elementen Verbindungen eingehen. Die Amide, die Nitroverbindungen, die Sulfuryl- und Hydroxylverbindungen kehren daher in jeder von einem kohlenstoffhaltigen Radical ausgehenden Verbindungsreihe wieder. Ausser den genannten Atomgruppen können aber auch Elemente an die Radicale sich anlagern und deren Affinitäten ganz oder theilweise sättigen. Solche Elemente sind namentlich Wasserstoff, Chlor (nebst Brom und Jod), Sauerstoff, Schwefel, in einzelnen Fällen Phosphor, Arsen u. s. w., sowie die verschiedenen Metalle.

Die zusammengesetzte Beschaffenheit der Kohlenstoffverbindungen entspringt wesentlich daraus, dass jedes Kohlenstoffatom eine grössere Zahl von Affinitäten in sich trägt als die Atome der meisten, namentlich der verbreiteteren Elemente. Wenn man nämlich die Verwandtschaftskraft des Wasserstoffs zur Einheit nimmt, so besitzt der Kohlenstoff in weitaus den meisten seiner Verbindungen vier Affinitäten, d. h. es sind vier Wasserstoffatome erforderlich, um die Affinität eines Kohlenstoffatoms zu sättigen. Man bezeichnet desshalb den Kohlenstoff als ein vierwerthiges Element. Von den andern in organischen Verbindungen häufiger vorkommenden Elementen sind Chlor (Brom, Jod), Kalium, Natrium nur einwerthig, Sauerstoff, Schwefel zweiwerthig, Stickstoff (Phosphor, Arsen) in der Regel dreiwerthig. Als Typus einer Verbindung des H pflegt man daher den in einem Molecül

zwei Atome enthaltenden freien Wasserstoff (H_2) oder auch die Chlorwasserstoffsäure (HCl), als Typus einer gesättigten Verbindung des $Θ$ das Wasser ($H_2Θ$), des N das Ammoniak (NH_3), des $Ȼ$ das Sumpfgas ($ȻH_4$) aufzustellen. Dem Typus $ȻH_4$ entspricht z. B. die Kohlensäure ($ȻΘ_2$), das Chloroform ($ȻHCl_3$) u. a., da in der $ȻΘ_2$ die vier Verwandtschaftseinheiten des $Ȼ$ durch zwei zweiwerthige Atome $Θ$, im Chloroform durch drei einwerthige Atome Cl und ein einwerthiges Atom H gesättigt sind.

Nicht bei allen Elementen erscheint jedoch die Werthigkeit oder Valenz als eine constante Grösse. So kommen Stickstoff und Phospor ausser als dreiwerthige noch als fünfwerthige Elemente in gewissen Verbindungen vor (NH_4Cl und PCl_5). Ebenso spielt der Kohlenstoff in dem Kohlenoxyd ($ȻΘ$) die Rolle eines bloss zweiwerthigen Elementes. Immerhin ist bei allen Elementen eine bestimmte Grösse der Valenz die vorherrschende, welche sich stets aus den nach einer anderen Valenz zusammengesetzten Verbindungen herzustellen strebt. So zerfällt das Chlorammonium (NH_4Cl) leicht in die nach regelmässiger Valenz zusammengesetzten Verbindungen NH_3 und HCl, und das Kohlenoxyd ($ȻΘ$) geht nach Aufnahme eines weiteren zweiwerthigen $Θ$-Atoms in $ȻΘ_2$ über. In allen anderen im isolirten Zustande bekannten Kohlenstoffverbindungen, ausser dem Kohlenoxyd, ist der Kohlenstoff vierwerthig. Dabei können die vier Verwandtschaftseinheiten eines jeden Kohlenstoffatoms durch die Affinitäten anderer Atome oder durch die Affinitäten von Atomgruppen gesättigt werden: die Affinität einer Atomgruppe muss aber natürlich immer gleich dem von der Summe der Affinitäten ihrer Elemente bei der gegenseitigen Verbindung der letzteren übrig gebliebenen Reste sein. So sind z. B. in $ȻHCl_3$ (Choroform) die vier Affinitäten des $Ȼ$ durch vier Einzelatome, in $ȻH(NΘ_2)_3$ (Nitroform) aber durch die Affinität e i n e s Wafferstoffatoms und durch d r e i Affinitäten gesättigt, welche von $_3(NΘ_2)$ übrig bleiben, da $Θ$ ein zwei-, N ein dreiatomiges Element, von jedem Molecül $NΘ_2$ also $4-3=1$ Affinität ungesättigt geblieben ist. In dem Nebeneinandertreten ungesättigter Atomgruppen liegt der Grund, dass die Bestandtheile der organischen Verbindungen sich kettenähnlich an einander reihen. So ist z. B. bei der Verbindung $ȻH_3 . Θ . NΘ_2$ (Nitromethyläther) in der Atomgruppe CH_3 e i n e Affinität übrig geblieben, welche durch die eine Affinität des mittleren $Θ$-Atoms gesättigt wird, die zweite Affinität des letzteren ist dann durch die freie Affinität der Gruppe $NΘ_2$ gebunden. Auf diese Weise ist stets die organische Verbindung als Ganzes gesättigt, jedes einzelne Glied aber hat eine oder mehrere freie Affinitäten, durch welche es in der Verbindung festgehalten wird.

In jeder organischen Verbindung können Atome oder Atomgruppen durch andere Atome oder Atomgruppen, welche die gleiche Zahl freier Affinitäten besitzen, ersetzt werden. So tritt sehr häufig an die Stelle des einatomigen H das einatomige Cl oder die einatomige Gruppe $NΘ_2$, an die Stelle des zweiatomigen $Θ$ der ebenfalls zweiatomige S u. s. w. Da in diesen Fällen die Gliederung der organischen Verbindungen die nämliche

bleibt, so bieten solche Substitutionsproducte in der Regel auch ein ihren Stammverbindungen analoges chemisches Verhalten dar. In dieser Weise analoge Verbindungen sind die Essigsäure ($C_2H_4O_2$) und ihre Chlorsubstitute (z. B. die Trichloressigsäure $C_2HCl_3O_2$), der Harnstoff (CH_4N_2O) und die zusammengesetzten Harnstoffe (z. B. Aethylharnstoff $CH_3(C_2H_5)N_2O$) u. s. w.

2) Zersetzbarkeit organischer Verbindungen. Alle organischen Verbindungen sind leicht zersetzbar. Ihre gewöhnlichsten Zersetzungen erfahren sie durch äussere chemische Einwirkungen, durch erhöhte Temperatur und endlich durch die Processe der Gährung, Fäulniss und Verwesung, welche auf der gegenseitigen chemischen Einwirkung organischer Verbindungen beruhen. Bei allen diesen Zersetzungen gehen aus ihnen verhältnissmässig einfachere Verbindungen hervor. Ihre Zersetzbarkeit ist daher im Allgemeinen um so grösser, je zusammengesetzter sie sind. Namentlich pflegen solche Verbindungen, deren einzelne Glieder durch Atomgruppen gebildet werden, zersetzbarer zu sein als solche, in denen die Elemente selbst durch ihre Affinitäten an einander gefügt sind.

Die Zersetzungen durch äussere chemische Einwirkungen geben zu neuen Verbindungen Anlass, in denen zuweilen der einwirkende Körper eine Rolle spielt. Ist die Einwirkung mässig, so können Substitutionsproducte entstehen. Auf diese Weise kommen z. B. durch Einwirkung des Chlors und der Salpetersäure auf gewisse Körper die Chlor- und die Nitrosubstitutionsproducte zu Stande. In andern Fällen entzieht der einwirkende Körper der Substanz einzelne Bestandtheile und lässt dadurch eine anders constituirte Verbindung zurück. So entzieht z. B. das Chlor einer wässerigen Lösung von Bittermandelöl ($C_7H_6O + H_2O$) Wasserstoff und lässt Benzoësäure ($C_7H_6O_2$) zurück. Ist die Einwirkung energischer, so tritt meistens eine Spaltung der Verbindung ein, wobei der einwirkende Körper oder Bestandtheile desselben sich mit einzelnen der Spaltungsproducte verbinden können. So wird durch verdünnte Schwefelsäure bei höherer Temperatur die Hippursäure ($C_9H_9NO_3$) unter Aufnahme von H_2O in Benzoësäure ($C_7H_6O_2$) und Glycin ($C_2H_5NO_2$) gespalten. Der Harnstoff ($CO(NH_2)_2$) liefert, wenn er mit wässeriger Kalilösung gekocht wird, kohlensaures Kali und Ammoniak.

Durch Temperaturerhöhung werden die Kohlenstoffverbindungen sehr leicht zersetzt. Nur in einzelnen Fällen und bei verhältnissmässig geringen Temperaturschwankungen scheint diese Zersetzung als eine blosse Dissociation aufzutreten, d. h. als eine durch die Wärmezufuhr und unter Wärmeabsorption erfolgende Spaltung einer Verbindung, die sich unter frei werdender Wärme wiederherstellt, sobald die Temperatur wieder sinkt. So zerfällt z. B. die CO_2 bei starker Erhitzung in CO und O, die, wenn die Temperatur sinkt, wieder zu CO_2 verbrennen (St. Claire-Deville). Aehnliche Dissociationsprocesse kommen vielleicht bei gewissen Sauerstoff-

verbindungen sehr zusammengesetzter Körper (Hämoglobin, Chloryphyll) vor, welche bei mässiger Temperaturerhöhung Sauerstoff abgeben, ohne, wie es scheint, weitere Zersetzungen zu erfahren. Bei stärkerer Wärmezufuhr dagegen erleiden die organischen Stoffe stets tiefer greifende Veränderungen, indem sie sich in einfachere Bestandtheile spalten, aus denen sie nicht mehr unmittelbar restituirt werden können. Dies hat darin seinen Grund, dass die Affinität des Sauerstoffs zum Kohlen- und Wasserstoff mit steigender Temperatur beträchtlich zunimmt. Selbst wenn man die organischen Stoffe bei Luftabschluss erhitzt, bei der sogenannten trockenen Destillation derselben, bilden sich daher auf der einen Seite flüchtige Spaltungsproducte, welche sauerstoffreicher sind (Essigsäure, Propionsäure, Methylalkohol, Kohlensäure, Kohlenoxyd, Wasser), und welche meistens zuerst entweichen, auf der andern Seite sauerstoffärmere oder ganz sauerstofffreie Verbindungen, namentlich eine grosse Zahl von Kohlenwasserstoffen (Sumpfgas, Aethylen, Propylen, Benzol, Touluol u. a.), neben freiem Wasserstoff, einige kohlenstoffreiche Alkohole (Phenol, Kreosol), als Spaltungsproducte der stickstoffhaltigen Körper Ammoniak (neben freiem N), der schwefelhaltigen Schwefelwasserstoff. Wird während der Temperaturerhöhung gleichzeitig der atmosphärische Sauerstoff zugelassen, so verbrennen die organischen Substanzen. Hierbei unterbleibt die Bildung von Kohlenwasserstoffen oder tritt nur vorübergehend auf, indem alle Verbindungen schliesslich unter Aufnahme der erforderlichen Sauerstoffmenge in Kohlensäure, Wasser und Ammoniak sich spalten; Schwefel und Phosphor werden dabei zu Schwefel- und Phosphorsäure oxydirt. Da die zusammengesetzteren organischen Verbindungen einen sehr hohen, die Verbrennungs- sowie die nächsten Destillationsproducte aber einen viel niedrigeren Kohlenstoffgehalt besitzen, so erfolgt als die nächste Wirkung der erhöhten Temperatur auf die organischen Stoffe stets eine Verkohlung; d. h. nachdem die ersten flüchtigsten und verbrennlichsten Verbindungen entwichen sind, hinterbleibt zunächst eine an Kohlenstoff reichere Masse und endlich blosse Kohle, der nur noch etwaige unoxydirbare Bestandtheile (Metallverbindungen) anhaften. Wird unter fortgesetzter Sauerstoffzufuhr alle Kohle zu Kohlensäure verbrannt, so bleiben diese unverbrennlichen Bestandtheile allein als Asche zurück.

Am augenfälligsten tritt endlich die leichte Zersetzbarkeit der organischen Verbindungen in der Thatsache hervor, dass dieselben, namentlich beim Zutritt der Atmosphäre, häufig einer scheinbaren Selbstzersetzung verfallen, wobei sie sich ebenfalls in einfachere Verbindungen spalten. Man pflegt alle diese Processe als Gährungsvorgänge (Gährung, Fäulniss und Verwesung) zu bezeichnen. So spaltet sich z. B. der Traubenzucker ($C_6H_{12}O_6$) in Alkohol (C_2H_6O) und Kohlensäure, der Harnstoff in Kohlensäure und Ammoniak u. s. w. In Wahrheit handelt es sich aber bei diesen Selbstzersetzungen stets um die gegenseitige Einwirkung organischer Stoffe auf einander, und es schliessen sich daher dieselben unmittelbar

den Zersetzungen an, welche die organischen Körper durch äussere Einwirkungen erleiden. Wir werden uns später mit diesen Selbstzersetzungen ausführlicher zu beschäftigen haben, da dieselben bei den physiologischen Vorgängen eine wichtige Rolle spielen.

Künstliche Darstellung der Producte des Lebensprocesses. Der Ausdruck „organische Verbindungen“ ist in einer Zeit entstanden, in der man alle Kohlenstoffverbindungen, mit welchen sich die organische Chemie beschäftigt, für Körper hielt, die entweder unmittelbar von Pflanzen oder Thieren erzeugt seien, oder die nur aus Producten des Lebensprocesses gewonnen werden könnten. Dieser Standpunkt ist aufgegeben, seit man weiss, dass viele jener Kohlenstoffverbindungen künstlich aus Körpern, die man der unorganischen Natur zurechnet, erzeugt werden können. Die Trennung in unorganische und organische Verbindungen hat daher gegenwärtig keinerlei principielle Bedeutung mehr. Nicht nur ist eine Reihe der Hauptrepräsentanten organischer Radicale, der Kohlenwasserstoffe, unmittelbar aus den Elementen erzeugt, sondern es ist ausserdem eine grosse Zahl aus drei und vier Elementen bestehender organischer Körper aus unorganischen Verbindungen dargestellt. So sind unter den Stoffen, die wir auch als Producte des Lebensprocesses entstehen sehen, Ameisensäure, Essigsäure, Alkohol, Oxalsäure, Milchsäure, Benzoësäure, Harnstoff theils direct, theils indirect aus Materialien der unorganischen Natur gewonnen worden. Den Ausgangspunkt dieser Darstellungen bezeichnet die künstliche Erzeugung des Harnstoffs aus cyansaurem Ammonium durch Wöhler (1828), ihren wichtigsten Fortschritt die directe Synthese der Ameisensäure mittelst Erhitzen von Kohlenoxyd mit Kalihydrat durch Berthelot (1860).

Theoretische Ansichten über die Constitution der organischen Verbindungen. Da das Verständniss vieler Lebensvorgänge eine Einsicht in die Constitution der organischen Verbindungen voraussetzt, so wollen wir hier die hauptsächlichsten Auffassungen, die sich nach einander geltend gemacht haben, kurz hervorheben.

1) Die dualistische Radicaltheorie nimmt in ihnen zusammengesetzte Radicale an, die sich theils, wie die Kohlenwasserstoffe Methyl, Aethyl u. s. w., analog dem Wasserstoff und den Metallen, theils, wie das Cyan, analog den Metalloiden Chlor, Schwefel u. s. w. verhalten. Sie betrachtet darnach die zusammengesetzteren Kohlenstoffverbindungen als Oxyde, Säuren, Wasserstoffsäuren, Salze jener Radicale und gibt ihnen analoge Formeln, wie sie vielfach noch gegenwärtig in der unorganischen Chemie gebräuchlich sind. Zugleich nehmen die Anhänger dieser Hypothese noch die früheren Aequivalentgewichte der chemischen Elemente an, welche für C, O, S, Ca, Ba, Mg u. a. nur halb so gross sind als die neueren, denen die Beobachtungen über das Volum der Molecüle im Gaszustande und über ihre kleinste in Verbindungen eintretende Aequivalentgrösse zu Grunde liegen. Der gewöhnliche Aether wird demnach z. B. als Oxyd eines Radicals Aethyl C_4H_5 angesehen (C_4H_5O), der Alkohol als das Hydrat dieses Oxyds ($C_4H_5O.HO$); die Säure eines um 2 Atome H ärmeren Radicals C_4H_3 (Acetyl) ist die Essigsäure ($C_4H_3O_3$ oder im Hydratzustand $C_4H_4O_4$). Die neutralen Fette gelten als Salze des Oxyds $C_6H_5O_3$ (Lipyloxyd genannt) mit drei Atomen Fettsäure (z. B. 3 ($C_{36}H_{35}O_3$). $C_6H_5O_3$ = Stearin oder stearinsaures Lipyloxyd u. s. w.).

Die ursprünglich auf elektrochemische Thatsachen gegründete dualistische Theorie ist hauptsächlich an den Erfahrungen über die wechselseitige Ersetzung der Elemente in den Verbindungen gescheitert. So übernimmt das elektronegative Chlor sehr häufig die Rolle des elektropositiven Wasserstoffs u. dgl. Zwar hat die dualistische Theorie den Versuch gemacht, sich diesen Erfahrungen anzubequemen, indem sie sich mit der Substitutionstheorie, d. h. mit der Annahme, dass die Atome einer Verbindung durch andere Atome oder durch Atomgruppen ersetzt werden könnten, vereinigte; aber damit hat sie ihre eigene Grundlage aufgegeben.

2) Die Typentheorie geht ebenfalls noch von gewissen Hauptformen chemischer Verbindungen aus, welche sie der unorganischen Chemie entlehnt. Dabei legt sie aber nicht den dualistischen Gesichtspunkt, sondern die empirische Affinitätsgrösse der Elemente zu Grunde. Nun haben wir oben gesehen, dass es ein-, zwei-, drei- und vierwerthige Elemente gibt. Die verbreitetsten und einfachsten Verbindungen solcher Elemente, H_2—$H_2\Theta$—NH_4—ΘH_4, stellt daher diese Theorie als Typen oder Vorbilder aller Verbindungen auf. Indem auch die Typentheorie die Annahme von Radicalen zulässt, betrachtet sie als solche theils Kohlenwasserstoffe, theils ternäre (aus Θ, H, Θ bestehende) Atomgruppen, deren Affinität nicht vollständig gesättigt ist, und welche daher an Stelle von Elementen in die Verbindungen eintreten können. Da nun dergestalt die den Kohlenstoff enthaltenden Radicale immer als substituirende Bestandtheile der Verbindungen erscheinen, so bleiben die kohlenstofffreien Typen

$$H_2 \quad H_2\Theta \quad NH_3$$

allein übrig. Dem Typus H_2 gehören die Kohlenwasserstoffe im freien Zustande (in welchem sie wie der Wasserstoff selbst aus zwei Molecülen bestehen) und ihre Wasserstoffverbindungen an, dem Typus $H_2\Theta$ die Alkohole, Aether und Säuren, dem Typus NH_3 die Amidverbindungen. Z. B.

Typus H_2 : $\Theta H_3 . \Theta H_3$ Methyl, $\Theta H_3 . H$ Methylwasserstoff.

" $H_2\Theta$: $\left.\begin{array}{r}\Theta H_3\\ H\end{array}\right\}\Theta$ Methylalkohol $\left.\begin{array}{r}\Theta H_3\\ \Theta H_3\end{array}\right\}\Theta$ Methyläther $\left.\begin{array}{r}\Theta H\Theta\\ H\end{array}\right\}\Theta$ Ameisensäure.

" H_3N : $\left.\begin{array}{r}(\Theta H_3)\\ H_2\end{array}\right\}$ N Methylamin, $\left.\begin{array}{r}(\Theta H_3)_2\\ H\end{array}\right\}$ N Dimethylamin u. s. w.

Diese Typen genügen aber nicht, um über die Constitution aller organischen Verbindungen Aufschluss zu geben. Man ist daher genöthigt gewesen, neben den ursprünglichen sogenannte multiple und gemischte Typen einzuführen. Multiple Typen sind z. B.

$$\left.\begin{array}{r}H_2\\ H_2\end{array}\right\} \qquad \left.\begin{array}{r}H_2\\ H_2\end{array}\right\}\Theta_2 \qquad \left.\begin{array}{r}H_3\\ H_3\end{array}\right\}N_2 \text{ u. s. w.}$$

gemischte Typen:

$$\left\{\begin{array}{l}H_2\\ H_2\Theta\end{array}\right. \qquad \left\{\begin{array}{l}H_2\\ H_3N\end{array}\right. \qquad \left\{\begin{array}{l}H_3N\\ H_2\Theta\end{array}\right.$$

In jedem dieser einfachen oder zusammengesetzten Typen können H-Atome entweder durch andere Elemente, z. B. Cl, Ka u. s. w., oder durch Atomgruppen, wie ΘH_3, $N\Theta_2$ u. s. w., ersetzt werden. Durch die Aufstellung der zusammengesetzten Typen liefert jedoch diese Theorie das Eingeständniss, dass auch ihre Grundlage nicht zureichend ist. In der Entwicklung der neueren Chemie hat sich daher mehr und mehr eine dritte Auffassung Geltung verschafft, nämlich

3) die *Valenztheorie*. Sie geht von der Erfahrung aus, dass in den organischen Verbindungen, mit Ausnahme des ꞒӨ, die Affinität des Kohlenstoffs durch vier H-Atome oder die derselben äquivalente Affinitätsgrösse gesättigt ist. In welcher Weise die einzelnen Glieder einer Verbindung an einander gefügt seien, wird aus den Substitutionen und Zersetzungen erschlossen, welche sich mit derselben vornehmen lassen. Diejenige Atomgruppe, welche bei einer grösseren Zahl solcher Zersetzungen constant bleibt, wird als das Stammradical betrachtet, an welches die übrigen, wechselnderen Bestandtheile sich anlagern. Der Grund für die complicirte Beschaffenheit der meisten organischen Verbindungen liegt darin, dass viele solcher Radicale *mehrere* freie Affinitäten besitzen, so dass sie sich gleichzeitig mit mehreren anderen Atomen oder Atomgruppen verbinden können, welche letzteren dann durch die mehrwerthigen Radicale zusammengehalten sind. Statt der Ausdrücke ein-, zwei-, dreiwerthig u. s. w. bedient man sich noch häufig der Ausdrücke *ein-*, *zwei-*, *dreiatomig* u. s. w. Wir werden unseren Betrachtungen die Valenztheorie zu Grunde legen, weil sie, als der unmittelbarste Ausdruck der empirischen Thatsachen, sich am meisten von hypothetischen Voraussetzuugen frei hält. Den Elementen C, O, S u. s. w. werden wir, um Verwechslungen mit den halb so grossen älteren Atomgewichten zu vermeiden, durchstrichene Zeichen (Ꞓ, Ө, Ꞩ u. s. w.) geben. In den Formeln werden ferner, wo es nöthig scheint, die freien Affinitäten der einzelnen Glieder durch Verticalstriche oder Ziffern über den Symbolen angedeutet werden. $\overset{\prime\prime}{Ө}$ bedeutet also z. B. die *zwei* ungesättigten Affinitäten des Atoms Ө, $\overset{IV}{Ꞓ}$ die *vier* des Ꞓ, $\overset{\prime}{H}$Ө die *eine* freie Affinität der Gruppe HӨ u. s. w.

3) *Hauptgruppen der chemischen Bestandtheile der Organismen.* Die chemischen Verbindungen, welche in den Organismen gebildet werden, entstehen theils innerhalb der Zellen selbst, theils in der Umgebung derselben und unter ihrer Mitwirkung. Neben ihnen finden sich Bestandtheile, die, wie ein grosser Theil des Wassers und viele Salze, in den Organismen keine Veränderungen erleiden, sondern so wie sie aufgenommen wurden nach einiger Zeit wieder ausgeschieden werden. Bevor uns die Processe beschäftigen, aus denen in den lebenden Wesen die organischen Stoffe hervorgehen, scheint es geboten einen allgemeinen Ueberblick über den chemischen Zusammenhang aller dieser Bestandtheile derselben zu gewinnen. Da uns hierbei vorzugsweise der physiologische Gesichtspunkt bestimmend sein muss, so werden wir die chemischen Baustoffe des Pflanzen- und Thierleibes in derjenigen Reihenfolge abhandeln, in welcher sie, wie im Allgemeinen die Morphologie der Zelle gelehrt hat, in der grossen Mehrzahl der Elementarorganismen entstehen. Als erste und anfangs ausschliessliche Bestandtheile begegnen uns aber hier nicht die einfachsten, sondern die zusammengesetztesten Baustoffe der lebenden Körper, die Eiweisssubstanzen des Protoplasmas. Je einfacher die organischen Stoffe componirt sind, als um so spätere Producte der chemischen Thätigkeit der Zellen erscheinen sie. So treten in der Pflanzenzelle neben dem Protoplasma-Eiweiss die hochatomigen Fette, Chlorophyll, Cellulose, Stärke

zunächst auf, während erst später, bei allmäligem Schwund des Protoplasmas, die einfacheren Verbindungen, Zuckerarten, Pflanzensäuren, Pflanzenbasen u. s. w., erscheinen. Im Thierleibe, dessen Elementartheile, wie früher bemerkt, die Eigenschaft haben einem ursprünglichen Zustande näher zu bleiben, sind fortwährend Eiweissstoffe oder ihnen verwandt zusammengesetzte Körper die Hauptbestandtheile der Zelle. Aber wie jene Eigenschaft in der andern morphologischen Erscheinung ihre Ergänzung findet, dass die thierische Zelle in reichlicherem Maasse Ausscheidungsproducte liefert, so treten auch die chemischen Umsetzungsproducte der Thierzelle vorzugsweise in den Ausscheidungen auf, welche theils als festflüssige oder feste Intercellularsubstanz (in den Bindesubstanzgebilden), theils in vollkommen flüssiger Form (als Lymphe, Transsudate, Secrete) geliefert wird. Indem wir demnach die chemischen Producte der Pflanzen- und Thierzelle auf dem Wege ihrer allmäligen Umsetzungen verfolgen, gehen wir aus von der Betrachtung der stickstoffhaltigen Gewebebildner. Diese, die Eiweissstoffe und verwandte Körper, sehen wir in zwei Gruppen von Substanzen sich spalten: in stickstofffreie Körper, welche im Allgemeinen als Kohlenwasserstoffderivate bezeichnet werden können, und in stickstoffhaltige Körper, welche in der Regel Ammoniakderivate (Amidverbindungen) darstellen. Abkömmlinge des Radicals Cyan (ϾN) dagegen, welche bei der künstlichen Zersetzung stickstoffhaltiger organischer Substanzen neben den Amidverbindungen nicht selten auftreten, kommen nur in geringerer Menge unter den Zersetzungsproducten des Organismus vor, wahrscheinlich weil sie leicht in Amidverbindungen sich umlagern, ähnlich wie dies bei dem Harnstoff bei seiner künstlichen Darstellung aus cyansaurem Ammonium geschieht.

§. 16. Stickstoffhaltige Gewebebildner und deren nächste Abkömmlinge.

1) Eiweisskörper. In ihrem reinen Zustand amorphe Körper von neutraler Reaction, die aus 52—54 Theilen C, 7 H, 15—17 N, 21—23,5 O und 1—1,5 S in 100 Theilen bestehen. Ihre moleculare Constitution ist noch unerforscht. Alle Eiweisskörper zeigen gewisse gemeinsame physikalische und chemische Eigenschaften. Im festen Zustande sind sie in hohem Grad hygroskopisch und quellungsfähig. Ihre wässerigen Lösungen diffundiren schwer durch poröse Membranen und haben die Eigenschaft, den polarisirten Lichtstrahl nach links zu drehen. Mit flüssigen Fetten geschüttelt vertheilen sie sich zu feinen Gemengen (Emulsionen), in welchen sich jedes mikroskopische Fetttröpfchen von einer verdichteten Eiweisshülle (Haptogenmembran) umgeben zeigt. Aus ihren Lösungen werden sie durch starke Mineralsäuren (mit Ausnahme der gewöhnlichen Phosphorsäure), Gerbsäure, schwere Metallsalze und nach vorherigem Ansäuren durch concentrirte Lösungen neutraler Alkalisalze sowie

durch Blutlaugensalz gefällt; die meisten werden auch durch starken Alkohol niedergeschlagen. Mit Salpetersäure erwärmt färben sie sich gelb (Xanthoproteïnreaction), durch Alkalien geht diese Färbung in eine orangegelbe über. Eine Lösung von Quecksilber im gleichen Gewicht starker Salpetersäure lässt noch Spuren von Eiweissstoffen an der bei der Erwärmung eintretenden rothen Färbung erkennen (Millon'sches Reagens). Feste Albuminstoffe werden durch Jodlösung intensiv gelb gefärbt. In Alkalien und starken Säuren lösen sich dieselben auf (s. g. Alkalialbuminat und Acidalbumin bildend), und aus diesen Lösungen werden sie durch Neutralisiren wieder gefällt. Die Lösung in Salzsäure färbt sich an der Luft violett und wird auf Zusatz von Zucker und Schwefelsäure dunkelroth. Unter dem Einfluss einer Temperatur zwischen 15 und 40° C. und bei Gegenwart von Wasser und Sauerstoff verfallen alle Eiweisskörper der Fäulniss und liefern hierbei vorzüglich Leucin, Tyrosin, Ammoniak, Kohlensäure, Schwefelwasserstoff und flüchtige Fettsäuren. Dieselben Producte werden bei der Behandlung mit oxydirenden Agentien (Säuren, Alkalien) erhalten.

Wir trennen die Eiweisskörper in folgende Classen:

1) Albumine (Eiereiweiss, Serumeiweiss und Pflanzeneiweiss): sie sind in den thierischen und pflanzlichen Flüssigkeiten gelöst enthalten, aus welchen sie beim Erhitzen flockig als coagulirtes Albumin gefällt werden. Eier- und Serumeiweiss unterscheiden sich dadurch, dass nur das erstere durch Aether gefällt wird.

2) Globuline: unter dieser Bezeichnung fassen wir eine Reihe von Körpern zusammen, welche sich dadurch auszeichnen, dass sie aus stark verdünnten Lösungen schon durch Kohlensäure gefällt, aber durch Sauerstoff wieder gelöst werden können. Hierher gehören:

a) eigentliches Globulin (Paraglobulin, fibrinoplastische Substanz), Bestandtheil des Blutserums und des Stromas der Blutkörper,

b) Fibrinogen (Metaglobulin), in Transsudaten und im Blutplasma vor geschehener Blutgerinnung,

c) Paralbumin, im Inhalte hydropischer Ovarien gefunden,

d) Krystallin, in der Flüssigkeit der Krystalllinse,

e) Vitellin, im Eidotter. Das Krystallin und Vitellin kommen nur gebunden an das unten (S. 53) zu besprechende Lecithin vor und können von diesem nicht vollständig isolirt werden; es ist daher zweifelhaft, ob diese beiden Stoffe überhaupt selbständige Eiweisskörper darstellen.

3) Fibrine: feste Albuminkörper, welche in verdünnten Säuren und Alkalien sowie theilweise in den Lösungen neutraler Alkalisalze (namentlich Kochsalz und Salpeter) löslich sind.

a) Blutfibrin, entsteht bei der Gerinnung des Blutes und anderer thierischer Flüssigkeiten.

b) Myosin scheidet sich spontan aus dem frisch ausgepressten Plasma der Muskeln ab.

c) Muskelfibrin (zuweilen auch Syntonin genannt), der nach dem Auspressen des Plasmas zurückbleibende Eiweisskörper der Muskeln, unterscheidet sich von den beiden vorigen dadurch, dass er in Salzlösungen aufquillt, ohne sich zu lösen.

d) Pflanzenfibrin. So hat man den Eiweisskörper in dem Kleber der Cerealien genannt, welcher ähnliche Löslichkeitsverhältnisse wie das Blutfibrin darbietet.

4) Albuminate. Als solche bezeichnen wir diejenigen Körper, welche aus andern Albuminstoffen durch die Einwirkung von Alkalien und Säuren entstehen. Sie zerfallen in:

a) Caseïn (Alkalialbuminat, auch im engeren Sinne Albuminat genannt), durch freies Alkali aus Eiweisskörpern hervorgegangen. Wir unterscheiden: α) natürliches Caseïn, in der Milch, in geringen Mengen auch in andern alkalisch reagirenden Flüssigkeiten, und im Gehirn enthalten; ein ähnlicher Körper findet sich in den Früchten der Leguminosen (Legumin oder Pflanzencaseïn); β) künstliches Caseïn, entsteht durch Einwirkung von Alkalien auf Albuminlösungen und durch Lösen fester Eiweisskörper in Alkalien. Versetzt man eine concentrirte Albuminlösung mit Kalilauge, so bildet sich gallertiges, in Wasser lösliches Albuminat (Lieberkühn'sches Kalialbuminat). Ein bestimmter Unterschied zwischen dem natürlichen und künstlichen Caseïn lässt sich nicht nachweisen. Beide werden durch Neutralisiren ihrer Lösungen mit verdünnten Pflanzensäuren gefällt, und die Niederschläge lösen sich in freiem Alkali sowie im Ueberschuss der Säuren wieder auf. Concentrirte Säuren bewirken daher in Caseïnlösungen keine Fällung.

b) Syntonin (Acidalbumin), entsteht durch Einwirkung von Säuren auf Albuminkörper. Von den festen Eiweissstoffen lösen sich die Fibrinsorten (namentlich auch das Muskelfibrin, woher der Ausdruck Syntonin stammt) leichter in verdünnten, das coagulirte Albumin nur in concentrirten Säuren. Gelöste Albuminkörper gehen durch längere Behandlung mit verdünnten Säuren in Syntonin über. Dieses wird durch Neutralisiren mit Alkali gefällt, und der Niederschlag löst sich im Ueberschuss der Säure oder des Alkalis wieder. Im letzteren Fall ist Alkalialbuminat entstanden, ebenso wie der in überschüssiger Säure gelöste Caseïnniederschlag zu Syntonin geworden ist.

5) Coagulirtes Albumin. So nennt man den festen Eiweisskörper, welcher aus den Lösungen des eigentlichen Albumin beim Erhitzen auf 60—70° C. niederfällt. Die Ausscheidung wird durch schwaches Ansäuren der Lösungen befördert. Alle andern festen Albuminstoffe (die Fibrine, die gefällten Albuminate) gehen durch Kochen mit Wasser oder durch längere Aufbewahrung unter Alkohol in den nämlichen Körper über. Derselbe unterscheidet sich von den übrigen festen Albuminkörpern dadurch, dass er nur noch in concentrirten Säuren und Alkalien, wobei immer eine theilweise Zersetzung stattfindet, löslich ist.

6) Peptone. Mit diesem Namen bezeichnet man Körper, welche aus den aufgezählten Albuminstoffen in geringen Mengen durch längeres Kochen mit Wasser, durch Behandeln mit Kalihydrat, durch die Fäulniss, in grösseren Mengen durch die Eiweissverdauung im Magen und Dünndarm gebildet werden. Sie sind wahrscheinlich Spaltungsproducte der eigentlichen Albuminkörper, unterscheiden sich von diesen nicht in ihrer proc. Zusammensetzung, wohl aber dadurch, dass

sie leicht diffundiren und durch die meisten Fällungsmittel der genuinen Eiweisskörper nicht gefällt werden. Ueber ihre näheren Eigenschaften vergl. die Physiologie der Verdauung.

Die gemeinsamen Kennzeichen der Eiweisskörper sind zuerst von Mulder näher studirt worden. Derselbe fasste diese Körper unter dem Namen Proteïnstoffe zusammen und nahm ein schwefelfreies Radical Proteïn in ihnen an, welches er durch Auflösen der festen Eiweisskörper in Kali und Wiederfällen mit Essigsäure darstellte. Lehmann zeigte aber, dass das Mulder'sche Proteïn, welches mit dem heute s. g. Kalialbuminat identisch ist, immer noch Schwefel führt.

Die natürlich vorkommenden Albuminkörper sind von Salzen, namentlich Chlor- und phosphorsauren Salzen, begleitet, welche so innig dem Eiweiss anhaften, dass bei der Verbrennung desselben immer eine Asche zurückbleibt. Einen Theil der Phosphorsäure dieser Asche hat man früher auf einen Phosphorgehalt des Eiweisses bezogen. Das Lieberkühn'sche Kalialbuminat kann man jedoch durch wiederholte Fällung mittelst Neutralisiren, Wiederauflösung und Auswaschen des Niederschlags vollkommen aschefrei erhalten. Ebenso gewinnt man nach Wurtz durch Fällen des Albumins mit Bleiessig und Entfernung des Pb mittelst H_2S ein lösliches Albumin, welches keine Asche hinterlässt. In diesen salzfreien Albuminkörpern wird nun kein Phosphor mehr gefunden, so dass auch das ursprüngliche Eiweiss als phosphorfrei anzunehmen ist. Auf weniger eingreifendem Wege lassen sich mittelst Dialyse (Diffusion durch Pergamentpapier) die Salze vom gelösten Albumin trennen: das so erhaltene salzfreie Eiweiss wird nach Alex. Schmidt weder durch Kochen noch durch Alkohol oder verdünnte Metallsalze coagulirt. Zusatz von verdünnter Essigsäure oder von Salzen stellt die Coagulirbarkeit in der Hitze wieder her. Aus diesem Verhalten schliesst Heynsius, dass die Albuminkörper mit Salzen ähnliche chemische Verbindungen eingehen wie mit Alkalien und Säuren. Die proc. Zusammensetzung des aus Kalialbuminat gewonnenen salzfreien Albumin fand Lieberkühn $= C_{53,6}H_{6,9}N_{15,6}S_{2,0}O_{21,9}$.

Ueber die Constitution der Eiweisskörper lassen sich nur aus ihren Zersetzungsproducten (bei der Oxydation, Fäulniss u. s. w.) Vermuthungen schöpfen. Diese Zersetzungsproducte sind aber einerseits stickstofffreie Kohlenwasserstoffderivate, anderseits Amidverbindungen. Darnach ist es wahrscheinlich, dass die Eiweisskörper selbst zusammengesetzte Amidverbindungen darstellen. Durch Aetzbaryt und starke Säuren ist ein Theil des Stickstoffs leichter, der grössere Theil aber schwer auszutreiben, woraus geschlossen werden kann, dass derselbe theils in einer lockeren, theils in einer festen Verbindung in ihnen vorkommt (O. Nasse).

Ein unter Umständen brauchbares Unterscheidungsmittel der Eiweisskörper bietet der Grad ihrer linkseitigen Circumpolarisation. Die specifische (d. h. für die Einheit der Dichte und Länge der Flüssigkeitssäule bestimmte) Drehung für gelbes Licht beträgt nach Hoppe:

für Eieralbumin — 35,5°	für Caseïn — 76°
„ Serumalbumin — 56°	„ Syntonin — 72°.

Bei der durch starke Säuren bewirkten Violettfärbung bemerkt man ein breites Absorptionsband im rothen Theil des Spektrums (Adamkiewicz). Zur mikroskopischen Erkennung von Eiweisskörpern in den Pflanzen-

und Thiergeweben bedient man sich am vortheilhaftesten der Xanthoproteïnreaction, der Millon'schen Reaction und der Gelbfärbung durch Jod*).

2) Albuminoide Körper. In diese Classe gehört eine Reihe fast ausschliesslich dem thierischen Organismus angehöriger Stoffe, welche in ihrer chemischen Zusammensetzung den Albuminkörpern nahe stehen, in ihrem physikalischen Verhalten aber sowohl von ihnen als unter einander sehr differiren. Einige dieser Körper sind thierische Gewebebildner, nämlich die leimgebenden Stoffe, die elastische und Hornsubstanz. Aus den leimgebenden Stoffen, dem Bindegewebe, Knochen und Knorpel, entstehen durch die Einwirkung kochenden Wassers die mit ihnen gleich zusammengesetzten Leimsorten: Glutin (Knochen- und Bindegewebsleim) und Chondrin (Knorpelleim). In der Pflanze, für welche die stickstofffreie Cellulose eine in histogenetischer Beziehung analoge Bedeutung gewinnt, kommen ähnliche Körper nicht vor. Eine weitere Gruppe bilden die stickstoff- und eisenhaltigen gefärbten Albuminoide der Thiere, die Hämoglobine. Dieselben sind als complexe Albuminoidkörper zu betrachten, die bei den verschiedensten Zersetzungen in wahres Albumin, in einen eisenhaltigen Farbstoff (Hämatin) und einige Nebenproducte (flüchtige Fettsäuren) sich spalten. Endlich treten einige andere dem Eiweiss verwandte Stoffe als Zellensecrete sowohl im pflanzlichen wie im thierischen Organismus auf: die Gruppe der Fermentkörper. Die letzteren sind in den thierischen Secreten stets von dem Mucin, dem thierischen Schleimstoff, begleitet. Die im Thier- und Pflanzenreich verbreitetsten Fermentkörper sind die diastatischen Fermente (so genannt von der Diastase des Getreideklebers), welche Kohlehydrate, namentlich Stärke, in Zucker umwandeln. Ebenfalls in beiderlei Organismen kommen Eiweissfermente (Pepsin und ihm ähnliche Stoffe) vor, welche die Eiweissstoffe, wahrscheinlich durch Spaltung, in ihre leicht löslichen Umwandlungsproducte, die Peptone, überführen.

1) Mucin ($C_{52,2}H_7N_{12,6}O_{28,2}$ proc.), in den Secreten aller Schleimhäute, verleiht es denselben ihre zähe Beschaffenheit. Es ist den Albuminkörpern am nächsten verwandt. Schwer filtrirbar wie diese, färbt es sich durch Salpetersäure gelb und durch Millon'sches Reagens violett, wird aber durch Kochen, durch die meisten Metallsalze (ausgenommen Bleiessig) und durch concentrirte Mineralsäuren nicht gefällt. Verdünnte Säuren, namentlich Essigsäure, sowie

*) Aus der umfangreichen Literatur über Eiweisskörper heben wir hervor: Lehmann, physiologische Chemie, 3. Aufl. 1851. Lieberkühn, Poggendorffs Annalen, Bd. 86. Hoppe-Seyler, physiologisch-chemische Annalyse, 4. Aufl. 1876. Hlasiwetz und Habermann, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 159 und 169. Ritthausen, die Eiweisskörper der Getreidearten, 1872. A. Schmidt, Festgabe an C. Ludwig, 1875. Nasse, Pflügers Archiv Bd. 6, 7 und 8. Heynsius, ebend. Bd. 11. Adamkiewicz, Arch. f. exper. Pathol. Bd. 3.

Alkohol fällen das Mucin, worauf es in H_2O aufquillt und sich theilweise wieder löst.

2) Fermentkörper. Theils in thierischen Secreten und Gewebsflüssigkeiten (Ptyalin, Pepsin, Trypsin), theils in pflanzlichen Zellsäften (Diastase, Emulsin, pepsinähnliches Eiweissferment) enthalten, zeichnen sich alle diese Körper durch die Eigenschaft aus, in Berührung mit leicht zersetzbaren Substanzen Spaltungen derselben, sogenannte Gährungen, hervorzurufen. So wird durch Ptyalin und Diastase die Stärke in Zucker, durch Pepsin und Trypsin das Eiweiss in Peptone, durch Emulsin das Amygdalin in Bittermandelöl und Blausäure gespalten. Erwärmung über 60° zerstört die Wirksamkeit. Zur Unterscheidung von den organisirten Fermenten (Hefepilzen, Bakterien u. s. w.) kann man diese in pflanzlichen und thierischen Secreten enthaltenen ungeformten Fermente nach dem Vorschlag von Kühne als Enzyme bezeichnen. Zuweilen ist das Enzym nicht unmittelbar in den Absonderungsflüssigkeiten enthalten, sondern entsteht in denselben erst durch Spaltung oder Zersetzung einer andern Substanz, die man dann Zymogen (Fermentbildner) nennt. Im reinen Zustand sind die meisten Enzyme fast durch alle Fällungsmittel des genuinen Eiweisses nicht mehr fällbar und werden durch NO_3H nicht gelb gefärbt, dagegen werden sie durch Niederschläge anderer Körper, die in ihren Lösungen entstehen, mechanisch niedergerissen. Doch existiren zwischen den einzelnen Fermenten offenbar noch beträchtliche chemische Unterschiede. So unterscheidet sich das Pepsin, das Ferment des Magensaftes, völlig in seinen Reactionen von dem Eiweiss, während das Trypsin, das Ferment des pankreatischen Saftes, ein Eiweisskörper zu sein scheint.

3) Leimstoffe. Die leimgebenden Gewebe (Collagen und Chondrogen) lösen sich leicht in Alkalien und Säuren. In kochendem Wasser löst sich Collagen bald, Chondrogen erst nach tagelangem Kochen im Papin'schen Topf. Die wässrigen Lösungen beider gelatiniren in der Kälte, verlieren aber diese Eigenschaft durch lange fortgesetztes Kochen. Der feste Knochenleim, Glutin ($C_{50,4}H_{6,8}N_{18,3}S_{0,7}O_{23,8}$), wird leicht in heissem Wasser gelöst und aus seinen Lösungen durch Gerbsäure, nicht aber durch andere Säuren, niedergeschlagen. Der feste Knorpelleim, Chondrin ($C_{49,9}H_{6,6}N_{4,5}S_{0,4}O_{28,6}$), löst sich viel schwerer in kochendem Wasser und wird durch verdünnte Säuren, namentlich Essigsäure, gefällt. Durch Kochen mit HCl wird aus Knorpel oder Chondrin eine Zuckerart (Chondroglycose) erhalten. Beide Leimkörper geben keine der charakteristischen Eiweissreactionen, liefern aber ähnliche Zersetzungsproducte wie das genuine Eiweiss, namentlich Leucin und Tyrosin. Glutin und Chondrin sind stark linksdrehend, für Glutin wird die spec. Drehung = — 130°, für Chondrin = — 213° angegeben.

4) Elastin ($C_{55,5}H_{7,1}N_{16,7}O_{20,5}$) und Keratin ($C_{50.3-52,5}H_{6,4-7}N_{16,2-17,7}S_{0,7-5}O_{20,7-25}$), das erste Hauptbestandtheil der elastischen Fasern und Membranen, das zweite der verhornten Epidermisgebilde, das Keratin durch seinen Schwefelreichthum ausgezeichnet, das Elastin soll schwefelfrei sein. Beide Körper widerstehen den gewöhnlichen Lösungsmitteln, durch concentrirte Säuren und Alkalien werden sie in der Wärme unter Zersetzung gelöst. Ein dem Keratin gleichender Körper geht in die Constitution des ganzen Nervensystems ein, indem er Scheiden bildet, welche das Mark und die Axencylinder der Nervenfasern umhüllen, das Neurokeratin (Kühne).

5) **Eisenhaltige gefärbte Albuminoide: Hämoglobine** ($C_{54}H_{7,25}N_{16,2}Fe_{0,42}S_{0,63}O_{21,45}$). Der die Blutkörper aller Wirbelthiere und die Blutflüssigkeit vieler Wirbellosen färbende Bestandtheil bildet eine krystallisirbare Substanz, die, weil sie Eiweiss und den Farbstoff Hämatin als Zersetzungsproducte liefert, eine noch complexere Zusammensetzung als die eigentlichen Eiweisskörper haben muss. Wegen der bei verschiedenen Thieren abweichenden Krystallformen und Löslichkeitsverhältnisse dieser Substanz ist anzunehmen, dass es mehrere, aber einander sehr nahe verwandte Hämoglobine gibt. Ueber die näheren Eigenschaften derselben vergl. die Physiologie des Blutes.

3) **Lecithine und Nucleïne.** Die Markmasse der Nervensubstanz besteht grossentheils aus zusammengesetzten, Stickstoff und Phosphor enthaltenden Körpern, welche ausserdem in dem Eidotter, der Samenflüssigkeit, dem Stroma der rothen und weissen Blutzellen und wahrscheinlich in allem Protoplasma vorkommen. In die Constitution dieser Lecithine geht eine phosphorhaltige organische Säure ein, die Glycerinphosphorsäure, welche in ihnen mit Fettsäureradicalen (Stearinsäure, Oelsäure u. s. w.) combinirt und ausserdem an ein Ammoniakderivat (Neurin) gebunden ist. Eine ähnliche Gruppe eigenthümlicher Stoffe bilden die Nucleïne, welche den Hauptbestandtheil aller Zellkerne bilden. Sie sind ebenfalls phosphorhaltig, ausserdem schwer löslich und schwer diffundirbar. Auch in ihnen scheint eine N-haltige Base (das Protamin) an eine P-haltige Säure gebunden zu sein.

Dem Lecithin (Protagon nach Liebreich) wird die empirische Formel $C_{41}H_{90}NPO_9$ gegeben; nach Strecker gibt es aber wahrscheinlich mehrere Lecithine, indem verschiedene Fettsäureradicale sich mit der Glycerinphosphorsäure verbinden können. Das Lecithin des Gehirns lässt sich nach Diakonow als eine Verbindung der Base Neurin (Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd) mit Distearylglycerinphosphorsäure betrachten (über diese beiden vergl. §. 17 u. 18):

$$\underset{\text{Lecithin}}{C_{44}H_{90}NPO_9} = \underset{\text{Distearylglycerinphosphorsäure}}{C_3H_5O_3(C_{18}H_{35}O)_2PO_3H} + \underset{\text{Neurin}}{N(CH_3)_3 . HO . C_2H_4HO}$$

Das Nucleïn wurde von Miescher zuerst aus dem Eiter und dann aus dem Sperma des Rheinlachses dargestellt, welches bis zu 50 pCt. daraus besteht. Auch unter dem Nucleïn sind aber wahrscheinlich verschiedene Substanzen von verwandter Constitution zusammengefasst: so ist z. B. ein Theil des aus Eiter gewonnenen Körpers in Soda löslich, ein anderer nicht; auch der P-Gehalt scheint ein wechselnder zu sein. Vielleicht handelt es sich daher überhaupt um ein Gemenge verschiedener Substanzen. Miescher gibt dem Nucleïn die empirische Formel $C_{29}H_{49}N_9P_3O_{22}$, dem durch Zersetzung mit Säuren gewonnenen Protamin die Formel $C_9H_{20}N_5O_2$ (HO) *).

4) **Stickstoffhaltige Glycoside.** Während in den Eiweisskörpern selbst, nach den Spaltungsproducten, welche sie liefern, höchst

*) Hoppe-Seyler, physiol.-chem. Analyse, 4. Aufl. und med.-chem. Untersuchungen, IV. Miescher, Verhandl. der naturf. Ges. zu Basel VI.

wahrscheinlich ein Ammoniakderivat gepaart mit hochatomigen Fettsäureradicalen vorausgesetzt werden muss, liefert eine Anzahl anderer stickstoffhaltiger Körper Zucker neben Ammoniakderivaten. Zu diesen Zucker liefernden Substanzen oder Glycosiden gehört das wegen seiner den Eiweisskörpern ähnlichen Zusammensetzung unter den Albuminoiden genannte Chondrin. Ausserdem ist hierher zu rechnen: das Chitin, welches für den Körper der Arthropoden eine ähnliche histogenetische Bedeutung besitzt wie die leimgebenden Stoffe für die Wirbelthiere, aber viel ärmer an Stickstoff ist, ferner das Cerebrin, eine neben dem Lecithin in die Zusammensetzung des Gehirns eingehende Substanz. Aus dem Pflanzenreich, in welchem stickstofffreie Glycoside (s. §. 17) häufiger vorkommen, gehören hierher Amygdalin, Solanin und Indican, welches letztere auch in thierischen Secreten vermuthet wird; wenigstens enthalten dieselben einen Körper, welcher der Indigogruppe angehört. Ausser der Eigenschaft, dass sie alle Zucker (und zwar eine Glycoseart, meist Traubenzucker) als Spaltungsproduct liefern, zeigen die Glycoside durchaus keine gemeinsamen Kennzeichen, wahrscheinlich desshalb, weil in ihnen der Zucker mit sehr verschiedenen Atomcomplexen, bald aus der Cyangruppe (Amygdalin), bald aus der Reihe der aromatischen Verbindungen (Indican), oder aber mit noch unbekannten Ammoniakderivaten (Chitin, Cerebrin) gepaart ist. Die Glycoside bilden daher eine vorläufige Gruppe von Körpern, die nach ihrer Constitution ohne Zweifel verschiedenen Classen organischer Verbindungen angehören.

Alle diese Körper sind nur nach ihrer empirischen Zusammensetzung bekannt: Chitin ($C_9H_{15}NO_6$), fast in allen Lösungsmitteln unlöslich, zerfällt bei längerem Kochen mit Schwefelsäure in NH_3 und Zucker. Ueber Cerebrin ($C_{17}H_{33}NO_3$) vgl. die Physiologie der Nervensubstanz. Amygdalin ($C_{20}H_{27}NO_{11}$) wird durch ein in den bittern Mandeln enthaltenes Ferment, das Emulsin, in Zucker, Blausäure und Bittermandelöl zerlegt. Es sowie das direct giftige Solanin ($C_{43}H_{71}NO_{16}$) besitzen schwach basische Eigenschaften. Das Indican (Indigweiss $C_{16}H_{12}N_2O_2$) bildet, da es sich durch Oxydation in einen Farbstoff, das Indigblau umwandelt, den Uebergang zur folgenden Gruppe.

5) Stickstoffhaltige Farbstoffe. Diese Körper, deren Constitution bis jetzt völlig dunkel ist, gehören ausschliesslich dem Thierreich an. Wahrscheinlich sind sie sämmtlich Abkömmlinge des Hämoglobin. Nur in einem derselben, dem Hämatin, ist Eisen nachgewiesen, die übrigen, namentlich die Gallenfarbstoffe und die noch fast ganz unerforschten Harnfarbstoffe, sind eisenfrei. Ob der wichtigste Pflanzenfarbstoff, das Chlorophyll, Stickstoff führt, ist noch zweifelhaft; jedenfalls scheint auch er eisenhaltig zu sein.

Einigermassen erhellt die chemische Beziehung der bis jetzt mit einiger Sicherheit isolirten thierischen Farbstoffe aus der folgenden Uebersicht:

Hämatin $C_{68}H_{70}N_8Fe_2\Theta_{10}$ (Hoppe)
Bilirubin $C_{16}H_{18}N_2\Theta_3$ (Städeler)
Biliverdin $C_{16}H_{20}N_2\Theta_5$ „
Bilifuscin $C_{16}H_{20}N_2\Theta_4$ „
Biliprasin $C_{16}H_{22}N_2\Theta_6$ „
Melanin (schwarzes Pigment) $C_{44,2}H_{3,3}N_{9,9}\Theta_{42,6}$ (? Hosaeus).

Hiernach lassen sich die übrigen Farbstoffe als Oxydationsproducte des Hämatin ansehen. Je dunkler der Farbstoff, um so höher scheint sein Θ-Gehalt. Das Melanin (aus der Chorioidea und andern Pigmentablagerungen), das sich vor den andern Farbstoffen durch seinen Kohlen- und Sauerstoffreichthum auszeichnet, ist amorph und nur in starken Alkalien löslich. Auch die übrigen Farbstoffe lösen sich am leichtesten in alkalischen Flüssigkeiten, während sie durch Säuren gefällt werden. Krystallisirt sind nur wenige (Bilirubin, salzsaures Hämatin) erhalten worden. Vergl. die Physiologie des Blutes, der Galle u. s. w. Noch ganz unerforscht sind einige Pigmente niederer Thiere (der rothe Farbstoff der Euglena sanguinea u. a.), und unerkannt, trotz manchfacher Untersuchungen, ist das Chlorophyll nebst seinen Umwandlungsproducten. Mulder fand es stickstoffhaltig, nach neueren Arbeiten soll es keinen Stickstoff, dagegen Eisen enthalten (Pfaundler, Wiesner). Hiermit stimmt überein, dass nach Sachs das Ergrünen der Blätter an den Eisengehalt der Ackererde gebunden ist. Uebrigens ist das durch Lösen in Aether, Alkohol, Benzol u. s. w. erhaltene Chlorophyll der Chemiker jedenfalls nicht der ursprüngliche Farbstoff, sondern ein Zersetzungsproduct, das sich zu dem in der lebenden Pflanze enthaltenen Blattgrün ähnlich verhalten mag wie das Hämatin zum Hämoglobin. Das Chlorophyll bildet sich innerhalb des ursprünglich farblosen Protoplasmas. Es wäre immerhin möglich, dass es ebenfalls eine gefärbte Eiweissverbindung ursprünglich darstellte.

§. 17. Stickstofffreie Erzeugnisse der Organismen (Kohlenwasserstoffderivate).

Die bis jetzt in ihrer Zusammensetzung näher erkannten stickstofffreien Bestandtheile der Gewebe gehören zwei grossen Classen organischer Stoffe an: der Classe der Fettkörper (Sumpfgas — CH_4 — Derivate) und der Classe der aromatischen Verbindungen (Benzol — C_6H_6 — Derivate). Weitaus die meisten der stickstofffreien Verbindungen des Pflanzen- und Thierleibes fallen in die erste dieser Classen. Namentlich enthält sie eine Anzahl von Körpern, die als wichtige bleibende Bestandtheile der Gewebe neben den Albuminstoffen und Albuminoiden auftreten (Fette, Kohlehydrate). Aus der aromatischen Gruppe sind dagegen nur einzelne Endproducte des Stoffwechsels der Organismen bekannt.

A. Fettkörper.

Constitution der Fettkörper. Sie zerfallen in Alkohole, Säuren, Aldehyde und Aether. Die Alkohole sind Verbindungen von CH-Radicalen mit HΘ (Hydroxyl). Sie können als Abkömmlinge des Sumpfgases CH_4 und der aus diesem mittelst Substitution von H durch CH-Radicale entsprungenen ge-

sättigten Kohlenwasserstoffe (wie z. B. $Ȼ_2H_6 = Ȼ'H_3 . Ȼ'H_3$ Aethylwasserstoff) angesehen werden, indem für jedes aus dem Kohlenwasserstoff ausgetretene Atom H ein einatomiges Molecül $HΘ$ eingetreten ist. Die **Säuren** sind Oxydationsproducte der Alkohole, dadurch entstanden, dass ein oder mehrere Molecüle $Ȼ''H_2$ unter $Θ$-Aufnahme zu $Ȼ''Θ$ (Carboxyl) verbrannt sind, nach der Gleichung $ȻH_2 + Θ_2 = ȻΘ + H_2Θ$. Das bei dieser Verbrennung gebildete Wasser tritt aus, so dass den verbrannten $ȻH_2$-Molecülen des Alkohols in der Säure einfach $ȻΘ$-Molecüle substituirt sind. Den nach Wegnahme der $HΘ$-Molecüle des Alkohols und der Säure bleibenden Rest nennt man **Alkoholradical** und **Säureradical**. Das erstere ist, da aller $Θ$ des Alkohols in den $HΘ$-Molecülen enthalten ist, $Θ$-frei, das letztere enthält den $Θ$ der $ȻΘ$-Molecüle. Werden die Alkohole nicht vollständig oxydirt, so wird bloss der H eines Molecüls $ȻH_2$ unter $Θ$-Aufnahme zu Wasser verbrannt, welches austritt, nach der Gleichung $ȻH_2 + Θ = Ȼ + H_2Θ$. und die ihres H beraubten $Ȼ$-Atome treten in Verbindung mit der $H'Θ$ Gruppe, so dass statt der Gruppe $Ȼ''H_2 . H'Θ$ die Gruppe $ȻH'Θ$ übrig bleibt, welche gleich jener eine freie Affinität besitzt, weil von den vier $Ȼ$-Affinitäten eine durch H, zwei durch $Θ$ gesättigt sind. Die so entstandenen Zwischenstufen der Oxydation sind die **Aldehyde**. In den **Aethern** sind Alkohol- oder Säureradicale durch $Θ$ zu einer gesättigten Verbindung vereinigt. Z. B.

$Ȼ'H_3 . Ȼ''H_2 . H'Θ = Ȼ_2H_6Θ$ Aethylalkohol, $Ȼ'H_3 . Ȼ''Θ . H'Θ = Ȼ_2H_4Θ_2$ Säure desselben (Essigsäure), $Ȼ'H_3 . Ȼ'HΘ = Ȼ_2H_4\ Θ$ Acetaldehyd, $Ȼ'H_3 . Ȼ''H_2$ Alcoholradical, $Ȼ'H_3 . Ȼ''Θ$ Säureradical,

$$\begin{matrix} ȻH_3 . Ȼ''H_2 \\ ȻH_3 . Ȼ''H_2 \end{matrix} \Big\rangle Θ'' = Ȼ_4H_{10}Θ \text{ Aethyläther.}$$

Die Formel der Alkohole ist demnach $Ȼ_nH_{2n+2}Θ$, der Säuren $Ȼ_nH_{2n}Θ_2$. In allen Alkoholen dieser Formel bildet das einwerthige Radical $ȻH_3$ den Ausgangspunkt für die Vereinigung der Glieder. Die Function des Radicals $ȻH_3$ kann nun aber auch von der einwerthigen Gruppe $(Ȼ''H_2 . Ȼ'''H)$ übernommen werden. Auf diese Weise entsteht eine zweite Reihe einwerthiger Alkohole und zugehöriger Säuren. Z. B. $(ȻH_2 ' . ȻH) . Ȼ''H_2 . H'Θ = Ȼ_3H_6Θ$ Methylalkohol, $(ȻH_2 ' . ȻH) . Ȼ''Θ . H'Θ = Ȼ_3H_4Θ_2$ Acrylsäure. Die allgemeine Formel der so gebildeten Alkohole ist $Ȼ_n H_{2n}Θ$, der Säuren $Ȼ_n H_{2n-2}Θ_2$; diese Alkohole und Säuren enthalten also zwei Atome H weniger als die von dem Radical $ȻH_3$ ausgehenden. Eine dritte Reihe kann endlich zu Stande kommen, indem an Stelle von $ȻH_3$ die ebenfalls einwerthige Gruppe $(Ȼ'''H . Ȼ'''H . Ȼ'''H)$ tritt. Die so entstandenen Alkohole und Säuren müssen abermals 2 Atome H weniger enthalten, doch sind bis jetzt nur hieher gehörige Säuren bekannt. Demgemäss unterscheiden wir unter den **einwerthigen Alkoholen und Säuren** folgende Gruppen:

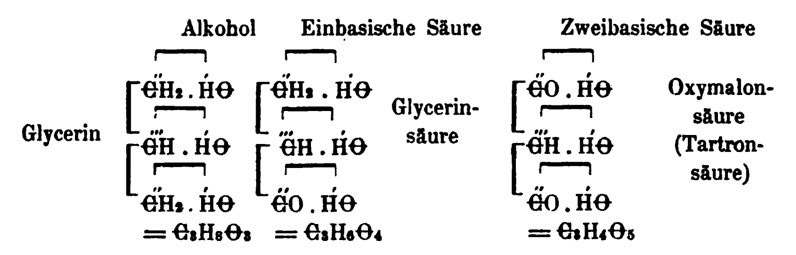
a) Alkohole $C_n H_{2n+2}O$, Säuren $C_n H_{2n}O_2$
b) „ $C_n H_{2n}O$, „ $C_n H_{2n-2}O_2$
c) „ $C_n H_{2n-2}O$ (unbekannt), Säuren $C_n H_{2n-4}O_2$

2) Zweiwerthige Alkohole und deren ein- und zweibasische Säuren. In den zweiwerthigen Alkoholen oder Glycolen sind zwei Atome HO an eine zweiwerthige CH-Gruppe gebunden. Diese zweiwerthigen CH-Gruppen kann man sich aber aus den einwerthigen Radicalen der voranstehenden Reihen durch Austritt von H-Atomen hervorgegangen denken. So wird das einwerthige Radical Methyl CH_3 zu dem zweiwerthigen Methylen $\overset{''}{C}H_2$, das einwerthige Aethyl C_2H_5 (= $\overset{'}{C}H_2 . \overset{''}{C}H_3$) zu dem zweiwerthigen Aethylen $C_2\overset{''}{H}_4$ (= $\overset{''}{C}H_2\overset{''}{C}H_2$) u. s. w. Allgemein kann also nicht mehr die Gruppe CH_3 sondern nur noch CH_2 und CH in diesen Alkoholen vorkommen. Aus den letzteren entspringen a) einbasische Säuren durch Oxydation eines Molecüls CH_2 zu CO, b) zweibasische Säuren durch Oxydation zweier Molecüle CH_2 zu CO. In die Classe dieser Alkohole und Säuren gehören zunächst eine Anzahl von Körpern, in deren Radical unmittelbar die zweiwerthige Gruppe CH_2 existirt, z. B.

	Alkohol	Einbasische Säure		Zweibasische Säure	
Aethylen-alkohol	$\overset{''}{C}H_2 . \overset{'}{H}O$ $\overset{''}{C}H_2 . \overset{'}{H}O$	$\overset{''}{C}H_2 . \overset{'}{H}O$ $\overset{''}{C}O . \overset{'}{H}O$	Glycol-säure	$\overset{''}{C}O . \overset{'}{H}O$ $\overset{''}{C}O . \overset{'}{H}O$	Oxalsäure
	$= C_2H_6O_2$	$= C_2H_4O_3$		$= C_2H_2O_4$	

Allgemeine Formel der Alkohole $C_n H_{2n+2}O_2$, der einbasischen Säuren $C_n H_{2n}O_3$, der zweibasischen $C_n H_{2n-2}O_4$. Tritt dagegen statt der zweiwerthigen Gruppe CH_2 die zusammengesetztere, aber ebenfalls zweiwerthige ($\overset{'''}{C}H . \overset{'''}{C}H$) in dem Radical auf, so wird daraus eine neue Classe von Körpern entspringen, deren Formel sich wieder durch ein Minus von 2 Atomen H von den obigen unterscheiden muss. Es sind jedoch nur einige zweibasische Säuren, die hierher gehören, bekannt, und deren Formel demnach ist $C_n H_{2n-4}O_4$.

3) Dreiwerthige Alkohole und deren ein-, zwei- und dreibasische Säuren. In den dreiwerthigen Alkoholen (Glycerinen) sind 3 Atome HO an eine zweiwerthige* CH-Gruppe gebunden. In den einbasischen dreiwerthigen Säuren ist 1 Atom, in den zweibasischen sind 2 Atome, in den dreibasischen 3 Atome CH_2 zu CO verbrannt. Die einfachst constituirten Alkohole enthalten in diesem Fall die Gruppe $\overset{'''}{C}H$ als Kern, um welchen sich die übrigen Bestandtheile anlagern. In den complicirteren nimmt eine zusammengesetzte dreiwerthige Gruppe, z. B. ($\overset{'''}{C}H . \overset{''}{C}H_2 . \overset{''}{C}H_2$), dessen Stelle ein. Für die einfacheren Alkohole existirt, da sie keine 3 Molecüle CH_2 enthalten, keine dreibasische Säure; umgekehrt pflegt der Alkohol der zusammengesetzteren Säuren nicht bekannt zu sein. Z. B.



Dreibasische Säure

Existirt nicht für diesen Alkohol, dafür die zusammengesetztere

$$\begin{array}{l} \overset{''}{Ɵ}H_2.\overset{''}{Ɵ}O.\overset{'}{H}Ɵ \\ \overset{'''}{Ɵ}H.\overset{''}{Ɵ}Ɵ.\overset{'}{H}Ɵ \\ \overset{''}{Ɵ}H_2.\overset{''}{Ɵ}Ɵ.\overset{'}{H}Ɵ \\ = Ɵ_6H_8Ɵ_6 \end{array}$$ Tricarballylsäure

Der nicht existirende Alkohol dieser Säure würde die Formel haben:

$$ƟH_2.ƟH_2.HƟ \quad ƟH.CH_2.HƟ \quad ƟH_2.ƟH_2.HƟ$$

Die einfachsten Alkohole und Säuren, welche von dem Stammradical $\overset{'''}{Ɵ}H$ ausgehen, haben demnach die Formel $Ɵ_nH_{2n+2}Ɵ_3$ (Alkohole), $Ɵ_nH_{2n}Ɵ_4$ (einbasische), $Ɵ_nH_{2n-2}Ɵ_5$ (zweibasische), $Ɵ_nH_{2n-4}Ɵ_6$ (dreibasische Säuren). Treten statt $ƟH$ zusammengesetztere Gruppen als Stammradicale ein, so entstehen wieder Reihen, die um 2 Atome H ärmer sind. Es ist jedoch nur die dreibasische Säure $Ɵ_nH_{2n-6}Ɵ_6$ (Aconitsäure $= Ɵ_6H_6Ɵ_6$) bekannt, in welcher das einfache $\overset{'''}{Ɵ}H$ durch die Gruppe $\overset{'''}{Ɵ}H.\overset{''}{Ɵ}H_2.\overset{''}{Ɵ}H_2$ ersetzt ist.

4) Höherwerthige Alkohole und Säuren. Hier ist ein einfaches Stammradical nicht mehr möglich, da $ƟH$ der H-ärmste Kohlenwasserstoff ist, der als Radical vorkommen kann. Zusammengesetzte $ƟH$-Gruppen dagegen können höher als dreiwerthig sein. So ist z. B. die Gruppe $(\overset{'''}{C}H.\overset{''}{C}H_2.\overset{'''}{C}H)$ vierwerthig, die Gruppe $\overset{'''}{C}H.\overset{''}{C}H_2.\overset{'''}{C}H.\overset{''}{C}H_2.\overset{'''}{C}H.\overset{''}{C}H_2.\overset{'''}{C}H$ sechswerthig (Radical des Mannit), d. h. jene hat 4, diese 6 freie Affinitäten. Aus solchen höherwerthigen Alkohol- und Säurereihen sind bis jetzt nur wenige Glieder, darunter aber gerade einzelne Erzeugnisse des Lebensprocesses, bekannt geworden.

Der Zusammenhang der Molecularformeln mit der Constitution aller dieser Körper ergibt sich aus der folgenden Uebersicht, in der zugleich bei den einzelnen Gruppen auf die wichtigeren in den Organismen vorkommenden oder daraus häufiger hervorgehenden Repräsentanten hingewiesen ist.

Alkohole		Säuren		
		Einbasische	Zweibasische	Dreibasische
1) Einwerthige.				
a) Stammradical ΘH_3	$\Theta_n H_{2n+2}\Theta$ Gewöhnliche Alkohole	$\Theta_n H_{2n}\Theta_2$ Gewöhnliche Fettsäuren	—	—
b) Stammradical $\Theta H_3 . \Theta H_2$	$\Theta_n H_{2n}\Theta$ Allylalkohol	$\Theta_n H_{2n-2}\Theta_2$ Angelicasäure Oelsäure	—	—
c) Stammradical $\Theta H . \Theta H . \Theta H$	$\Theta_n H_{2n-2}\Theta$ Alkohol unbekannt	$\Theta_n H_{2n-4}\Theta_2$ Sorbinsäure	—	—
d) Einwerthiger Alkohol mit Radical von unbekannter Constitution	Cholesterin			
2) Zweiwerthige.				
a) Stammradical ΘH_2 oder $\Theta H_2 . \Theta H$	$\Theta_n H_{2n+4}\Theta_2$ Glycole (Methylen-, Aethylenalkohol u. s. w.)	$\Theta_n H_{2n}\Theta_3$ Glycolsäure, Milchsäure	$\Theta_n H_{2n-2}\Theta_4$ Oxalsäure, Bernsteinsäure u. a.	
b) Stammradical $\Theta H . \Theta H$	—	—	$\Theta_n H_{2n-4}\Theta_4$ Fumarsäure Itaconsäure	
3) Dreiwerthige				
a) Stammradical ΘH	$\Theta_n H_{2n+2}\Theta_3$ Glycerin	$\Theta_n H_{2n}\Theta_4$ Glycerinsäure	$\Theta_n H_{2n-2}\Theta_5$ Oxymalonsäure, Aepfelsäure	$\Theta_n H_{2n-4}\Theta_6$
b) Stammradical $\Theta H . \Theta H_2 . \Theta H_2$	—	—	—	$\Theta_n H_{2n-6}\Theta_6$ Aconitsäure
4) Vierwerthige. Einfachstes Stammradical $\Theta H . \Theta H_2 . \Theta H_2 . \Theta H$	$\Theta_n H_{2n+2}\Theta_4$ Erythroglucin	$\Theta H_{2n}\Theta_5$ Erythroglucinsäure	$\Theta_n H_{2n-2}\Theta_6$ Weinsäure Traubensäure	$\Theta_n H_{2n-4}\Theta_7$ Citronensäure
5) Fünfwerthige. Einfachstes Stammradical $\Theta H_2(\Theta H)_3\Theta H_2$	—	—	$C_n H_{2n-2}\Theta_7$ Aposorbinsäure	
a) Sechswerthige. Stammradical $\Theta H_2(\Theta H)_4 . \Theta H_2$	$\Theta_n H_{2n+2}\Theta_6$ Mannit, Dulcit	$\Theta_n H_{2n}\Theta_7$ Glucinsäure Mannitsäure Lactinsäure	$C_n H_{2n-2}\Theta_8$ Zuckersäure Schleimsäure	
6) Hochwerthige Alkohole von unbekannter Constitution	Kohlehydrate			

Nach dieser allgemeinen chemischen Classification gehen wir zur näheren Betrachtung der wichtigeren in den Organismen erzeugten Fettkörper über, indem wir bei der Eintheilung derselben nunmehr vorwiegend dem physiologischen Gesichtspunkte folgen.

1) Kohlehydrate. Hochwerthige Alkohole oder Aldehyde derselben, Sauerstoff und Wasserstoff in den Gewichtsverhältnissen des Wassers enthaltend. Nach ihren einfachsten Aequivalentzahlen zerfallen sie in drei Gruppen: $C_6H_{10}O_5$ (Cellulose, Amidonkörper, Gummi), $C_{12}H_{22}O_{11}$ (Saccharose und Lactose), $C_6H_{12}O_6$ (Glycosen). Die Körper der zwei erstgenannten Gruppen können durch Behandlung mit verdünnten Säuren oder diastatischen Fermenten immer in eine Glycoseart übergeführt werden. Die Glycosen müssen daher als die einfacher constituirten Spaltungsproducte dieser hochwerthigen Alkohole betrachtet werden. Die Glycosen selbst werden durch Hefeferment in einatomige Alkohole gespalten (geistige Gährung). Die Körper der ersten Gruppe sind nicht krystallisirbar, sie sind mit Ausnahme der Cellulose in Wasser löslich, diffundiren aber in diesen Lösungen schwer durch poröse Membranen. Die Körper der beiden andern Gruppen sind krystallisirbar und leicht diffusionsfähig. Alle in Wasser löslichen Kohlehydrate mit Ausnahme des Inosits drehen die Polarisationsebene, die meisten nach rechts, einige (Gummi, Levulose) nach links. Nur ein einziges Kohlehydrat, die Cellulose, kommt in organisirter Form vor: sie bildet den Baustoff der Pflanzenzellmembran; ein verwandter Körper bildet die äussere Hülle vieler Tunicaten (Tunicose). Unter den Amidonkörpern gehört das Amidon selbst ausschliesslich dem Pflanzenreich an; von Celluloseschichten umlagert bildet es den Hauptbestandtheil der Stärkekörner. Das Dextrin, das nächste Umwandlungsproduct des Amidon, findet sich häufig neben ihm in den Pflanzentheilen, ohne Zweifel durch diastatisches Ferment aus ihm entstanden. Das Glycogen, dem Amidon nahe verwandt, ist bis jetzt nur als Bestandtheil thierischer Gewebe und Flüssigkeiten gefunden. Alle Amidonkörper gehen leicht in Glycosen über, und die letzteren sind wahrscheinlich überall wo sie im Zellsaft der Pflanze und in thierischen Flüssigkeiten sich finden durch die weit verbreiteten Fermente aus ihnen hervorgegangen. Aber während in der Pflanze fast immer Dextrose und Levulose gemischt vorkommen, wird in den thierischen Säften nur die Dextrose angetroffen. Dies hat darin seinen Grund, dass die Glycosearten der thierischen Säfte immer nur aus Amidonkörpern, Amidon oder Glycogen, entspringen, welche bei ihrer Spaltung einzig Dextrose liefern, während in den zuckerhaltigen Pflanzensäften in der Regel auch Saccharose (Rohrzucker) sich findet, welche durch Fermente gespalten gleichzeitig Dextrose und Levulose liefert. Die Zuckerarten $C_{12}H_{22}O_{11}$ sind im Gegensatz zu den Glycosen höchst wahrscheinlich immer directe Spaltungsproducte N-haltiger histogenetischer Stoffe. Sie können weder aus andern Kohlehydraten (Amidon oder Cellulose) noch überhaupt durch künstliche Zersetzung zusammengesetzterer Körper erzeugt werden, sondern sind bis jetzt, wie die

Cellulose und das Amidon, nur als Producte des Stoffwechsels der Pflanzen und Thiere bekannt. Unter ihnen wird der Rohrzucker nur in den Pflanzensäften, meist neben Dextrose und Levulose, der Milchzucker (Lactose) nur in der Milch der Thiere angetroffen.

1) Cellulose. In den gewöhnlichen Lösungsmitteln durchaus unlöslich, wird sie nur von Kupferoxydammoniak langsam aufgenommen und kann daraus durch Wasser amorph gefällt werden. Durch starke Schwefelsäure, Kalilauge oder Chlorzinklösung geht sie in einen amidonähnlichen Körper über, der durch Jod gebläut wird (Amyloïd)*). Mit verdünnter Schwefelsäure lange Zeit gekocht, liefert sie Glycose; dieselbe Umwandlung scheint jugendliche Cellulose durch lange Einwirkung diastatischer Fermente zu erfahren. Die gleich zusammengesetzte Tunicose unterscheidet sich dadurch, dass sie von Jod gelb gefärbt wird, dagegen in Kupferoxydammoniak schwerer löslich ist.

2) Amidonkörper. a) Amidon (Granulose, Amidulin, lösliche Stärke) wird aus der rohen Stärke (Amylum), in welcher es als körniges Pulver von Celluloseschichten umschlossen ist, durch Auskochen oder Ausziehen mit Pflanzensäuren und Abfiltriren gewonnen. In Wasser zu einer opalisirenden Flüssigkeit löslich, wird es durch Alkohol gefällt. Hauptkennzeichen Blaufärbung durch Jodlösung, welche in der Wärme verschwindet und in der Kälte wiederkehrt. Spec. Drehung + 211°.

b) Dextrin, nächstes Umwandlungsproduct des Amidon durch diastatische Fermente und durch Kochen mit verdünnter Säure. Stimmt in fast allen Eigenschaften mit dem Amidon überein, ist aber durch Alkohol unvollkommener fällbar und wird durch Jod nicht blau, sondern roth gefärbt. Spec. Drehung + 138,7.

c) Dextrinogen (Nasse), Achroodextrin (Brücke), ein von Musculus und O. Nasse beobachteter Körper, welcher aus dem Amidon oder Dextrin unmittelbar vor ihrer Umwandlung in Glycose hervorgeht und Jod nicht färbt, während er im übrigen mit dem Dextrin übereinstimmt, also namentlich auch die Zuckerreactionen nicht gibt.

d) Glykogen (thierische Stärke), ein dem Amidon höchst verwandter Körper, wird wie das Amidon aus seiner wässerigen opalisirenden Lösung durch Alkohol als weisses Pulver gefällt, durch Jod aber nicht blau, sondern, gleich dem Dextrin, roth gefärbt. Es geht ebenfalls durch diastatische Fermente zunächst in Dextrin, Dextrinogen und dann in Dextrose über.

Das Paramylon, aus Euglena viridis gewonnen, steht nach seinem Verhalten der Cellulose näher als der Stärke; es wird durch Jod nicht gefärbt. Zwischen Amidon und Stärke in der Mitte stehen einige pflanzliche Kohlehydrate: Lichenin (Moosstärke) und Inulin (Helenin).

3) Gummi, im Pflanzenreich weit verbreitet, durch grosse Löslichkeit in Wasser, Unlöslichkeit in Alkohol ausgezeichnet. Durch diastatische Fermente

---

*) Nicht zu verwechseln mit der in pathologischen Ablagerungen der Thiere gefundenen s. g. Amyloïdsubstanz, welche nur von ihrer amylumähnlichen Schichtung den Namen trägt. Sie zeigt durchaus die Reactionen des Albumin.

scheint es nicht verändert zu werden, dagegen liefert es bei längerer Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure eine Glycoseart. Wahrscheinlich werden mehrere Kohlehydrate unter dieser Bezeichnung zusammengefasst. Auch der *Pflanzenschleim* scheint in dieselbe Gruppe zu gehören.

4) *Zuckerarten.* a) *Direct gährungsfähige Zuckerarten.* Hieher gehören als die bekanntesten der *Milchzucker* (Lactose spec. Drehung + 59,3°), *Traubenzucker* (Harnzucker, Dextrose + 56°) und *Fruchtzucker* (Levulose — 106°). Der Milchzucker liefert durch Käseferment in Gährung versetzt Milchsäure, die beiden Glycosen durch Hefeferment Alkohol und Kohlensäure. Mit starken oxydirenden Agentien behandelt liefern alle Zuckerarten Θ-reiche Säuren (Zucker-, Schleim-, Ameisensäure u. a.). Beim Kochen mit Kalilauge werden ihre Lösungen gebräunt (*Moore*'sche Zuckerprobe). Durch Metalloxyde in alkalischen Lösungen werden sie schnell in der Wärme, langsamer in der Kälte zu Metall (Bi, Ag, As) oder zu Oxydul (Cu, Fe) reducirt, wobei neben noch unbekannten Oxydationsproducten Oxymalonsäure, Ameisensäure, Oxalsäure entstehen (*Claus*). Man bedient sich namentlich der Reduction des Kupfervitriols (*Trommer*'sche Probe) sowie des salpetersauren Wismuths (*Böttcher*'sche Probe) oder, wo es sich um die Nachweisung sehr geringer Mengen handelt, des Jodwismuthkalium (*Brücke*) zur Nachweisung des Zuckers. Dem Traubenzucker verwandt, aber nicht, wie man glaubte, mit ihm identisch, sind die durch Einwirkung von Diastase auf Amylum entstehende *Maltose* und die durch Einwirkung von Mund- und Bauchspeichelferment auf Amylum gebildete Zuckerart, die *Ptyalose* (O. *Nasse*). Beide unterscheiden sich durch ihr geringeres Reductionsvermögen vom Traubenzucker; sie gehen aber durch Kochen mit verdünnter Schwefelsäure in diesen über.

b) *Indirect gährungsfähiger Zucker: Rohrzucker* (Saccharose spec. Drehung + 73,8°) zerfällt beim Kochen mit verdünnter Schwefelsäure oder durch diastatische Fermente allmälig in ein Gemenge aus Dextrose und Levulose. Erst in Folge dieses Zerfalls wird er gährungsfähig. Beim Kochen mit Kalilauge bräunt er sich erst nach sehr langer Zeit; alkalische Metalloxydlösungen reducirt er nicht.

c) *Nicht gährungsfähiger Zucker: Inosit*, in geringer Menge in den Muskeln und andern Geweben, ausserdem in den grünen Bohnen. Er dreht die Polarisationsebene nicht und liefert keine Reductionsproben. Mit Salpetersäure abgedampft zeigt er mit Ammoniak und Chlorcalcium übergossen eine rosenrothe Färbung (*Scheerer's* Inositprobe).

5) *Den Zuckerarten verwandter Alkohol: Mannit* ($\Theta_6H_{14}\Theta_6$). Dieser sechsatomige, im Pflanzenreich ziemlich verbreitete Alkohol zeigt nahe Beziehungen zu den Glycosearten. Durch Reduction (Einwirkung von Wasserstoff im Entstehungszustand) liefert der Traubenzucker Mannit; anderseits ist aus dem letzteren durch Oxydation (Einwirkung von Platinmoor) ein gährungsfähiger Zucker (Mannitose) erhalten worden (*Berthelot*). Diese Thatsachen machen es wahrscheinlich, dass die Glycosen Aldehyde sechsatomiger Alkohole sind ($\Theta_6H_{14}\Theta_6 - H_2 = \Theta_6H_{12}\Theta_6$). *)

*) Ueber Kohlehydrate vgl. *Kekulé* organische Chemie, Bd. 2. O. *Nasse*, de materiis amylaceis, Halle 1866, Pflügers Archiv Bd. 14. *Brücke*, Sitzungsber. der Wiener Akad. 1872.

Anhang zu den Kohlehydraten: Stickstofffreie Glycoside des Pflanzenreichs. In vielen Pflanzen sind stickstofffreie Körper enthalten, welche bei ihrer Zersetzung eine Glycoseart, meistens Traubenzucker, liefern. Die Zahl dieser stickstofffreien Glycoside des Pflanzenreichs ist viel grösser als die der stickstoffhaltigen (§. 16). Neben dem Zucker treten stets andere stickstofffreie Spaltungsproducte, meist von sauren Eigenschaften, auf. Die Glycoside selbst sind entweder indifferent oder ebenfalls sauer und unterscheiden sich dadurch von den früher betrachteten stickstoffhaltigen Glycosiden der Pflanze. Es gehören in diese ziemlich grosse Gruppe von Körpern: Gerbsäure (Tannin, $C_{27}H_{22}O_{17}$), Salicin ($C_{13}H_{18}O_7$), Phloridzin ($C_{21}H_{24}O_{10}$), Aesculin ($C_{30}H_{32}O_{18}$) u. a. Die Zersetzungsweisen dieser Körper machen es wahrscheinlich, dass sie den zusammengesetzteren Kohlehydraten am nächsten verwandt sind. Wie die letzteren, Cellulose, Amidonarten, bei der Einwirkung von Säuren, Fermenten u. dgl. in einfachere Kohlehydrate, Glycosen, sich spalten: so auch die Glycoside, nur dass bei ihnen das eine Spaltungsproduct eine andere stickstofffreie Substanz zu sein pflegt. Möglich daher, dass diese stickstofffreien Glycoside Aetherverbindungen hochatomiger Alkohole darstellen, während die stickstoffhaltigen Glycoside Amidverbindungen solcher Alkohole sein könnten.

2) **Fette, Fettsäuren und verwandte Körper.** **Die neutralen Fette** sind Aether des dreiatomigen Alkohols Glycerin ($C_3H_8O_3$). In den drei im Thier- und Pflanzenreich verbreitetsten Fetten ist das Radical dieses Alkohols (C_3H_5) mit drei Atomen des Radicals einer einatomigen Fettsäure, der Palmitinsäure ($C_{16}H_{32}O_2$), Stearinsäure ($C_{18}H_{36}O_2$), oder Oelsäure ($C_{18}H_{34}O_2$), durch 3 Atome O zusammengehalten, oder, wie man es auch ausdrücken kann, drei H-Atome des Alkohols $C_3H_8O_3$ sind durch drei einatomige Fettsäureradicale ersetzt. So entstehen die neutralen Fette:

$$\text{Tripalmitin} \left.\begin{matrix} C_3H_5 \\ (C_{16}H_{31}O)_3 \end{matrix}\right\} O_3 \qquad \text{Tristearin} \left.\begin{matrix} C_3H_5 \\ (C_{18}H_{35}O)_3 \end{matrix}\right\} O_3$$

$$\text{Trioleïn} \left.\begin{matrix} C_3H_5 \\ (C_{18}H_{33}O)_3 \end{matrix}\right\} O_3$$

Aus Gemengen dieser drei Fette bestehen die meisten Thier- und Pflanzenfette. Alle Fette sind in Wasser unlösliche, in Aether, Chloroform und heissem Alkohol leicht lösliche Substanzen; auch können die leichtflüssigen Fette (Oleïn) die festeren (Palmitin, Stearin) auflösen. Der Schmelzpunkt eines Fettgemenges liegt desshalb niedriger als der mittlere Schmelzpunkt seiner Bestandtheile. Durch gewisse Fermente, welche sich z. B. bei der Fäulniss entwickeln, werden die Fette in Glycerin und fette Säuren zerlegt. Die letzteren spalten sich dann rasch unter Sauerstoffaufnahme in flüchtige Fettsäuren (Ranzigwerden der Fette). Mit Alkalien und schweren Metalloxyden (namentlich Bleioxyd) gekocht werden sie zerlegt, indem sich durch Eintritt von Metall an die Stelle des Alcoholradicals Metallverbindungen der fetten Säuren, Seifen und Pflaster, bilden. Die Seifen oder fettsauren Alkalien sind in Wasser löslich und haben gleichzeitig die Eigenschaft Fette zu lösen.

Die Fette gehören zu den wichtigsten Bestandtheilen der Gewebe. Das Protoplasma der jugendlichen Zelle enthält von frühe an Fettkörnchen. In der alternden Pflanzenzelle verschwinden meistens die Fette, daher in den höheren Pflanzen vorzugsweise die Samen reich an Fett sind. Im Thierkörper dagegen geht das Fett fast in alle Flüssigkeiten und Gewebe ein. Unter den ersteren ragen der Chylus, welcher das in der Nahrung aufgenomene Fett dem Blut und den Organen für ihren Verbrauch zuführt, sowie die Milch durch ihren Fettreichthum hervor; in beiden ist das Fett mit Eiweiss gemengt in Form einer Emulsion enthalten (vergl. S. 47). Unter den Geweben stellt das Bindegewebe eine Aufbewahrungsstätte des Fettes dar, indem zahlreiche Zellen desselben zu blossen Fettbehältern sich umgestalten (Fettzellen). Zumeist ist das Fett in flüssiger Form in den Geweben enthalten. Die pflanzlichen Fette sind, weil in ihnen das erst unter 0° erstarrende Oleïn überwiegt, bei gewöhnlicher Temperatur flüssig; die thierischen Fette, welche Palmitin (Schmelzpunkt über 40°) und Stearin (über 60°) in grösserer Menge enthalten, werden durch die Eigenwärme der Thiere flüssig erhalten. Nach dem Tode erstarren die thierischen Fette meist zu amorphen Massen; in seltenen Fällen nur scheiden sich Palmitin und Stearin krystallisirt aus.

Die Säuren der drei Neutralfette, die im freien Zustand nur sehr vorübergehende Bestandtheile des Organismus (spurweise im Darminhalt und in andern zersetzten ursprünglich fetthaltigen Massen) ausmachen, erfahren im Organismus eine ähnliche Zersetzung wie durch Verwesungsfermente: sie werden unter Sauerstoffaufnahme in kohlenstoffärmere Körper von analoger Zusammensetzung sowie in Kohlensäure und Wasser gespalten. Auf diese Weise gehen aus ihnen die flüchtigen Fettsäuren, Caprin-, Capryl-, Capron-, Valerian-, Butter-, Proprion-, Essig- und Ameisensäure, hervor. Alle diese Säuren, welche ausserdem durch die Spaltung stickstoffhaltiger Gewebebildner entstehen können (S. 48), werden vermöge ihrer Flüchtigkeit rasch aus dem Organismus entfernt. Als normale Bestandtheile finden sie sich daher nur theils in geringen Mengen im Schweisse, theils im Darminhalt, wo sie aus der Zersetzung der Fette und Eiweissstoffe der Nahrung sich bilden.

Als ebenfalls vorübergehende Bestandtheile reihen sich den Fettsäuren die Distearylglycerinphosphorsäure und ihr Spaltungsproduct, die Glycerinphosphorsäure, an, welche zum Theil die Radicale der Fette enthalten; sie gehen aus der Zersetzung des Lecithins (S. 53) hervor und sind wie dieses im Gehirn und Eidotter gefunden worden. Von grösserer Bedeutung ist die Gruppe der in ihrem physikalischen Verhalten den Fetten verwandten, in ihrer Constitution noch unerforschten Cholalsäuren. Sie bilden Hauptbestandtheile der Galle und sind hier von einem kohlenstoffreichen, festen Alkohol, dem Cholesterin, begleitet, welcher letztere ausserdem vielfach sonst in Flüssigkeiten und Geweben, Blut, Chylus, Gehirn u. s. w., gefunden wird.

1) Neutrale Fette. Palmitin krystallisirt aus seinen Lösungen in weissen Nadeln, Stearin in rhombischen, nahezu rektangulären Tafeln, ist aber schwerer krystallisirbar. Ein Gemenge von Palmitin und Stearin wurde früher für ein besonderes Fett, Margarin, gehalten. Zuweilen findet man in fettreichen Flüssigkeiten oder in Fettzellen krystallinische Ausscheidungen, die aus solchem Gemenge bestehen (Margarinkrystalle). Das Oleïn ist im reinen Zustand ein farbloses Oel, wird aber leicht an der Luft gelb. Nur selten, wie z. B. in der Butter, kommen neben diesen drei Fetten noch die Glycerinäther flüchtiger Fettsäuren, der Butter-, Capron- und Caprylsäure, vor: diese sind hier zweifellos aus der Oxydation jener kohlenstoffreicheren Fette hervorgegangen. Ausnahmsweise treten auch Fette auf, die, statt aus dem Glycerin, aus kohlenstoffreichen einatomigen Alkoholen gebildet und daher analog dem gewöhnlichen Aether constituirt sind: so z. B. der Palmitinsäure-Cetyläther ($C_{16}H'_{33} . C_{16}H'_{31}O . O''$) im Wallrath, der Palmitinsäure-Myricyläther ($C_{30}H'_{61} . C_{16}H'_{31}O . O''$) im Bienenwachs.

2) Freie Fettsäuren. Die meisten im Organismus vorkommenden Fettsäuren gehören zur Reihe $C_nH_{2n}O_2$:

Stearinsäure $C_{18}H_{36}O_2$	Baldriansäure $C_5H_{10}O_2$
Palmitinsäure $C_{16}H_{32}O_2$	Buttersäure $C_4H_8O_2$
Caprinsäure $C_{10}H_{20}O_2$	Propionsäure $C_3H_6O_2$
Caprylsäure $C_8H_{16}O_2$	Essigsäure $C_2H_4O_2$
Capronsäure $C_6H_{12}O_2$	Ameisensäure CH_2O_2.

Von der Caprinsäure an sind diese Säuren flüchtig, von schweissähnlichem oder stechendem Geruch, von der Capronsäure an sind sie bei gewöhnlicher Temperatur flüssig. Ausserdem geht noch aus der Reihe $C_nH_{2n-2}O_2$ die Oelsäure ($C_{18}H_{34}O_2$) in die Constitution der Fette ein. Sie ist, wie das Oleïn, eine farblose Flüssigkeit, die bei + 4° erstarrt, während die Palmitinsäure bei 62, die Stearinsäure bei 69° schmilzt. Die Spaltung der höheren in die tieferen Säuren durch Sauerstoffaufnahme und schliesslich in CO_2 und H_2O erhellt leicht aus folgenden Beispielen:

$$C_{18}H_{36}O_2 + 2O = C_{10}H_{20}O_2 + C_8H_{16}O_2$$
$$C_8H_{16}O_2 + 2O = 2(C_4H_8O_2)$$
$$C_4H_8O_2 + 5O = C_2H_4O_2 + CH_2O_2 + CO_2 + H_2O \text{ u. s. w.}$$

3) Distearylglycerinphosphorsäure. Sie hat nach Diakonow

die Constitution $\left.\begin{matrix} P'O(H''O)_2 \\ (C_{18}H''_{35}O)_2 \\ C_3H'''_5 \end{matrix}\right\} \overset{VI}{O_3}$, d. h. das einwerthige Säureradical $P'O(H''O)_2$, 2 Molecüle des einwerthigen Säureradicals $C_{18}H_{35}O$ und das dreiwerthige Alkoholradical C_3H_5 (also sechs ungesättigte Affinitäten), sind durch O_3 zu einem Aether verbunden. Hieraus entsteht durch Spaltung die Glycerinphosphorsäure =

$\left.\begin{matrix} P'O(HO)_2 \\ C'_3H_5(HO)_2 \end{matrix}\right\} O''$. Ueber beide Körper vergl. die Physiologie der Nervensubstanz.

4) Cholalsäuren. In den Gallen verschiedener Thiere sind verschiedene Cholalsäuren aufgefunden worden:

Gewöhnliche Cholalsäure $C_{24}H_{40}O_5$ (in den meisten Gallen),
Hyocholalsäure $C_{25}H_{40}O_4$ (in der Schweinegalle),
Chenocholalsäure $C_{27}H_{44}O_4$ (in der Gänsegalle).

Diese Säuren sind überall mit den nämlichen stickstoffhaltigen Körpern, Glycin und Taurin, zu den gepaarten Gallensäuren (s. §. 18) verbunden.

5) Cholesterin ($C_{26}H_{43}.HO$), einwerthiger Alkohol, Stammradical unbekannt. Ueber ihn sowie über die Cholalsäure und ihre Zersetzungsproducte vergl. die Physiologie der Galle.

3) Sauerstoffreichere Säuren der Alkoholreihe. Ausser den Fettsäuren und ihren Verwandten tritt im Organismus der Pflanzen und Thiere eine Anzahl von Säuren auf, welche zu den zwei- und höheratomigen Alkoholen in derselben Beziehung stehen wie die Fettsäuren zu den einatomigen. Während aber den letzteren nur einbasische Säuren entsprechen, kommen in der Reihe der mehratomigen Alkohole auch mehrbasische Säuren vor. Im Vergleich mit den eigentlichen Fettsäuren sind diese höheratomigen Säuren reicher an Sauerstoff, indem die Zahl der O-Atome der einbasischen Säuren immer um 1 grösser ist als der Atomwerth der Reihe und für jedes Glied der mehrbasischen Säuren wieder die Sauerstoffmenge um 1 Atom zunimmt (vergl. die Tabelle S. 59). Im Allgemeinen besitzen diese Säuren eine stärkere Acidität als die Fettsäuren, mit Ausnahme der kohlenstoffärmsten und sauerstoffreichsten unter den letzteren (Ameisen-, Essigsäure u. s. w.).

Aus der Gruppe der zweiatomigen, einbasischen Säuren gehören hierher die Milchsäuren ($C_3H_6O_3$), zwei durch die Constitution ihres Radicals unterschiedene isomere Säuren, von denen die eine, die Gährungsmilchsäure, bei der Gährung der pflanzlichen und thierischen Kohlehydrate (unter den letzteren namentlich des Milchzuckers) sich bildet und daher in zahlreichen Pflanzen- und Thiersäften (besonders im Magen- und Darminhalte) gefunden wird; die zweite, die Fleischmilchsäure, ist im Fleischsafte und zuweilen in thierischen Secreten, z. B. im Harn, enthalten. Von zweiatomigen zweibasischen Säuren bildet die Oxalsäure ($C_2H_2O_4$) einen normalen Bestandtheil vieler Pflanzensäfte, in thierischen Secreten tritt sie nur ausnahmsweise auf, ist aber ein häufiges Product der künstlichen Oxydation der Gewebsstoffe. Dagegen erscheint die Bernsteinsäure ($C_4H_6O_4$), wenn auch in geringen Mengen, als gewöhnliches Product des thierischen Stoffwechsels. Aus den Gruppen der höheratomigen Säuren sind nur theils Erzeugnisse des pflanzlichen Lebens, theils Producte künstlicher Oxydation organischer Stoffe bekannt. Unter den ersteren nennen wir die Aepfelsäure ($C_4H_6O_5$), Wein- und Traubensäure ($C_4H_6O_6$), Citronensäure ($C_6H_8O_7$).

Die Fleischmilchsäure enthält das einfachere zweiatomige Stammradical $\overset{''}{C}H_2$, die Gährungsmilchsäure das zusammengesetztere $CH_3.\overset{'''}{C}H$, jene kann von dem Kohlenwasserstoff Aethylen $CH_2.CH_2$ (daher auch Aethylenmilchsäure), diese von dem nicht dargestellten Aethyliden $CH_3.CH.CH_3.CH$

(daher Aethylidenmilchsäure) abgeleitet werden. Die rationelle Constitution beider ist demnach

Fleischmilchsäure $\left[\begin{array}{l} \overset{''}{Ɵ}H_2 . \overset{'}{H}O \\ \overset{''}{Ɵ}H_2 . \overset{''}{Ɵ}Ɵ . \overset{'}{H}Ɵ \end{array}\right.$ Gährungsmilchsäure $\overset{'}{Ɵ}H_3 \left[\begin{array}{l} \overset{'''}{Ɵ}H . \overset{'}{H}Ɵ \\ \overset{''}{Ɵ}Ɵ . \overset{'}{H}Ɵ. \end{array}\right.$

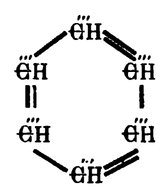
Oxalsäure und Bernsteinsäure stehen in folgendem einfachen Verhältniss:

Oxalsäure $\left[\begin{array}{l} \overset{''}{Ɵ}Ɵ . \overset{'}{H}Ɵ \\ \overset{''}{Ɵ}Ɵ . \overset{'}{H}Ɵ \end{array}\right.$ Bernsteinsäure (Aethylenbernsteinsäure) $\left[\begin{array}{l} \overset{''}{Ɵ}H_2 . \overset{''}{Ɵ}Ɵ . \overset{'}{H}Ɵ \\ \overset{''}{Ɵ}H_2 . \overset{''}{Ɵ}Ɵ . \overset{'}{H}Ɵ \end{array}\right.$

Unter den künstlichen Oxydationsproducten der Kohlehydrate sind einige den oben aufgeführten Pflanzensäuren nahe verwandte gefunden: Glucinsäure ($Ɵ_6H_{12}Ɵ_7$), Lactonsäure ($Ɵ_6H_{10}Ɵ_6$), Zucker- und Schleimsäure ($Ɵ_6H_{10}Ɵ_8$). Sie stehen zu den Zuckerarten in der nämlichen Beziehung wie die Aepfel-, Weinsäure u. s. w., welche in der Pflanze höchst wahrscheinlich ebenfalls durch Oxydation der Kohlehydrate gebildet werden. Siehe §. 23. Ueber die Eigenschaften der dem Thierorganismus angehörenden Säuren dieser Gruppe vergl. die spec. Physiologie.

B. Aromatische Verbindungen.

Constitution der aromatischen Verbindungen. Die aromatischen Verbindungen stehen in einer analogen Beziehung zu dem Benzol $Ɵ_6H_6$ wie die Fettkörper zu dem Sumpfgas $ƟH_4$. Das Benzol selbst aber lässt sich als dasjenige Derivat des Sumpfgases betrachten, welches ausschliesslich aus der wasserstoffärmsten Stammgruppe, die durch H-Austritt aus dem Sumpfgase entstehen kann, gebildet ist, also aus der dreiwerthigen Gruppe ƟH. Von dieser sind 6 Molecüle zu einer gesättigten Verbindung vereinigt. Dies ist nur in Folge einer ringförmigen Gruppirung möglich,



bei der jedes Glied mit dem folgenden und das letzte wieder mit dem ersten verbunden ist. Diese ringförmige Gruppirung scheint die charakteristische Eigenthümlichkeit der aromatischen Verbindungen zu sein, im Gegensatz zu den Fettkörpern, bei welchen die Molecüle entweder geradlinig in einer Richtung oder strahlenförmig nach mehreren Richtungen an einander gelagert sind. Auch unter den aromatischen Verbindungen unterscheiden wir, abgesehen von dem Benzol und den durch Eintritt von Kohlenwasserstoffgruppen an die Stelle von H-Atomen aus ihm hervorgegangenen Kohlenwasserstoffen, Alkohole, welche wieder aus den entsprechenden Kohlenwasserstoffen durch Eintritt von HƟ-Molecülen an die Stelle von H-Atomen gebildet werden, Säuren, welche dadurch

entstehen, dass ein oder mehrere Moleccüle CH_2 zu CO verbrannt werden, und endlich **Aldehyde** und **Aether**, deren Bildungsweise ebenfalls den ähnlichen Verbindungen der Fettkörperreihe entspricht. Bei den Alkoholen ist aber in diesem Fall eine doppelte Bildungsweise möglich: die Gruppe HO kann nämlich entweder an die Stelle von H-Atomen des Benzolkernes oder an die Stelle von H-Atomen der in den Benzolkern aufgenommenen Kohlenwasserstoffe treten: im ersten Fall entstehen die sogenannten **Phenole**, im zweiten die ihnen isomeren eigentlichen **Alkohole**.

Wie aus dem Sumpfgase durch Wasserstoffentziehung das Benzol, so können aus diesem auf demselben Wege noch complexere und kohlenstoffreichere Kohlenwasserstoffe hervorgehen. Auf diese Weise entsteht aus zwei Benzolgruppen durch Austritt von $2(CH_2)$ das **Naphthalin** ($C_{10}H_8$), in welchem 8 Molecüle CH unmittelbar durch 2 Kohlenstoffatome ringförmig geschlossen sind:

```
 ┌──┐┌──┐┌──┐┌──┐┌──┐┌──┐┌──┐┌──┐┌──┐
 ''''  '''   '''   '''   '''   '''   '''   '''   '''  ''''
 C . CH . CH . CH . CH . CH . CH . CH . CH . C
 └──────────────────────────────────────────┘
```

Aus diesem geht endlich durch weitere H-Entziehung das **Anthracen** ($C_{14}H_{10}$) hervor, in welchem vier isolirte Kohlenstoffatome anzunehmen sind:

```
 ┌──┐┌──┐┌──┐┌──┐┌──┐┌──┐┌─┐┌─┐┌──┐┌──┐┌──┐┌──┐┌──┐
 ''''  '''   '''   '''   '''   '''  ''''  ''''  '''   '''   '''   '''   '''  ''''
 C . CH . CH . CH . CH . CH . C . C . CH . CH . CH . CH . CH . C
 └────────────────────────────────────────────────────────┘
```

So entstehen ohne Zweifel noch weitere Zwischenproducte, indem eine immer grössere Zahl isolirter Kohlenstoffatome in die Kohlenwasserstoffgruppe eintritt, bis endlich blosse Kohle zurückbleibt. In diesem Process liegt die nähere chemische Erklärung der Verkohlung, welche alle organischen Substanzen bei höherer Temperatur erfahren (§. 15). Alle Kohlenwasserstoffe sind Producte der trockenen Destillation. Je wasserstoffreicher sie sind, um so flüchtigere Verbindungen stellen sie dar. Zuerst entweichen daher bei der Erhitzung organischer Körper Kohlenwasserstoffe der Sumpfgasreihe, später das Benzol und die ihm verwandten Kohlenwasserstoffe (Methylbenzol u. s. w.), erst bei den höchsten Temperaturen Naphthalin und Anthracen.

Die aromatischen Verbindungen nehmen gegenüber den Fettkörpern nach ihrer physiologischen Bedeutung eine untergeordnete Stellung ein. So weit sie als Bestandtheile der Flüssigkeiten und Gewebe vorkommen, sind sie Zersetzungs- und Ausscheidungsproducte und zum weitaus grössten Theil pflanzlichen Ursprungs. Die verhältnissmässig wichtigste Rolle unter ihnen kommt den Benzylverbindungen zu: Benzylalkohol (C_7H_8O), Benzaldehyd (C_7H_6O = Bittermandelöl) und Benzoësäure ($C_7H_6O_2$). Die letztere ist der einzige Körper der ganzen Reihe, der weiter verbreitet auch im Thierreiche sich findet. Alle andern bilden vorzugsweise Bestandtheile pflanzlicher Harze und ätherischer Oele.

Wir fügen eine Uebersicht der bis jetzt in den Organismen nachgewiesenen stickstofffreien Verbindungen dieser Classe bei. Die Körper pflanzlichen Ursprungs sind mit *, die thierischen mit †, die in beiden Organismen gefundenen mit ** bezeichnet.

Alkohole.

Phenylalkohol (Carbolsäure) C_6H_6O †
Thymol $C_{10}H_{14}O$ *
Orcin $C_7H_8O_2$ *
Benzylalkohol C_7H_8O *
Oxybenzylalkohol (Saligenin) C_7HO_2 *

Aromatische Verbindungen v. unbekannter Constitution:

Cumarin $C_9H_6O_2$ *
Anethol $C_{10}H_{12}O$ *
Eugenol $C_{10}H_{12}O_2$

Aldehyde.

Benzaldehyd (Bittermandelöl) C_7H_6O *
Salicylaldehyd $C_7H_6O_2$ *
Cuminaldehyd $C_{10}H_{12}O$ *
Zimmtaldehyd (Styrylaldehyd) C_9H_8O *

Kohlenwasserstoffe.

Cymol $C_{10}H_{14}$ *
Styrol C_8H_8 *

Säuren.

Benzoësäure $C_7H_6O_2$ **
Salicylsäure $C_7H_6O_3$ *
Veratrumsäure $C_9H_{10}O_4$ *
Gallussäure $C_7H_6O_5$ *
Chinasäure $C_7H_{12}O_6$ *
Zimmtsäure $C_9H_8O_2$ *
Cumarsäure $C_9H_8O_3$ *

Der Phenylalkohol ist nur im Castoreum und zuweilen spurweise im Harn pflanzenfressender Thiere gefunden worden. So bleibt allein die Benzoësäure, von der man, da sie hauptsächlich bei Pflanzenfressern (gebunden an das unten zu besprechende Glycin) vorkommt, vermuthet, dass sie ebenfalls zum Theil wenigstens aus aromatischen Verbindungen pflanzlichen Ursprungs, die in der Nahrung aufgenommen worden sind, hervorgeht. Vergl. Physiol. des Harns. Den Benzylkörpern, den wichtigsten der ganzen Reihe, liegt das einwerthige Radical $\overset{\prime}{C_6H_5} \, . \, \overset{\prime\prime}{C}H_2$. welches aus dem Methylbenzol (Tuluol) $\overset{\prime}{C_6H_5} \, . \, \overset{\prime}{C}H_3$ durch Verlust von 1 H hervorgegangen ist, zu Grunde, nämlich: Benzylalkohol $\overset{\prime}{C_6H_5} \, . \, \overset{\prime\prime}{C}H_2 \, . \, \overset{\prime}{H}O$, Benzaldehyd $\overset{\prime}{C_6H_5} \, . \, \overset{\prime}{C}HO$, Benzoësäure $\overset{\prime}{C_6H_5} \, . \, C\overset{\prime\prime}{O} \, . \, \overset{\prime}{H}O$.

Anhang zu den aromatischen Verbindungen: Stickstofffreie Verwandte der aromatischen Gruppe aus dem Pflanzenreich. Wie in der Pflanze viele der wohl gekannten aromatischen Verbindungen erzeugt werden, so liefert dieselbe auch eine grosse Anzahl von Stoffen, deren Constitution bis jetzt noch nicht aufgehellt ist, die aber nach ihrem ganzen Verhalten der aromatischen Gruppe zugehören. In Ermangelung genügender Anhaltspunkte für eine chemische Classification unterscheidet man viele dieser Körper noch immer nach gewissen äusseren sinnlichen Eigenschaften. So gibt es eine Reihe von Bitterstoffen (wie Columbin, Gentianin, Picrotoxin, Aloïn, Quassiin, Antiarin, Santonin u. a.), die, sämmtlich ternär zusammengesetzt, meistens sich wie schwache Säuren verhalten; manche unter ihnen besitzen zugleich mehr oder weniger giftige Eigenschaften. Ferner Chromogene und Farbstoffe, wie Alizarin, Hämatoxylin, Morindin u. a., mit denen ein stickstofffreier thierischer Farbstoff, die der Cochenille entstammende Carminsäure, zusammengestellt werden kann. Auch sie sind ternär zusammengesetzt gleich den Bitterstoffen, mit denen sie in ihrem chemischen Verhalten Aehnlichkeit haben, wie denn viele Bitterstoffe gefärbt sind, so dass beide Reihen in einander fliessen.

Eine zusammengehörige Gruppe bilden sodann die Bestandtheile der zahlreichen ätherischen Oele, der Campherarten und Harze. In den flüchtigen Oelen sind einzelne Bestandtheile nachgewiesen, welche den bekannten Reihen stickstofffreier Alkohole, Säuren und Aether angehören. Ausserdem pflegen dieselben höherwerthige Kohlenwasserstoffe und deren Verbindungen zu

enthalten, welche wahrscheinlich den Benzol- und Naphthalinverbindungen analog constituirt sind. Der Typus eines solchen Kohlenwasserstoffs ist das Terpentinöl ($Ȼ_{10}H_{16}$), welchem viele der andern in den Pflanzen vorkommenden flüchtigen Oele isomer oder polymer sind, während andere sich in der relativen Anzahl der Ȼ- und H-Atome unterscheiden. Auch einzelne Harze, wie das Kautschuk und mehrere fossile Harze, sind hochatomige Kohlenwasserstoffe, andere sind sauerstoffhaltig und stellen wahrscheinlich Alkohole, Aldehyde oder Säuren solcher Kohlenwasserstoffe dar. Das nämliche gilt von den Campherarten, welche nach Berthelot unzweifelhafte Glieder einer Alkoholreihe bilden. Alle diese Producte des pflanzlichen Stoffwechsels treten durch ihren Kohlenstoffreichthum sowie durch ihr sonstiges chemisches Verhalten in nächste Analogie mit den späteren Producten der trockenen Destillation, namentlich mit dem Naphthalin und seinen Derivaten. In dieser Beziehung sind sie höchst charakteristisch für den Stoffwechsel des pflanzlichen Organismus, der allein diese kohlen- und wasserstoffreichen aber sauerstoffarmen Verbindungen in grösserer Menge hervorbringt. In der That werden wir sehen, dass ein ähnlicher Vorgang, wie er bei der Einwirkung einer höheren Temperatur mit Sauerstoffabschluss stattfindet, auch in dem Stoffwechsel der höheren Pflanzen sich vollzieht, indem dieselben fortwährend im Lichte Sauerstoff aushauchen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass hierin überhaupt die Eigenthümlichkeit des pflanzlichen Organismus ihren Grund hat, manchfache Verbindungen aus der Benzol- und den höheren Kohlenwasserstoffgruppen hervorzubringen, in denen durch isolirte Kohlenstoffatome eine ringförmige Moleculargruppirung stattgefunden hat.

§. 18. Stickstoffhaltige Erzeugnisse der Organismen (Ammoniakderivate).

Constitution der Ammoniakderivate. Die Ammoniakderivate sind Verbindungen der ein-, zwei- oder dreiwerthigen Molecüle NH_2, NH oder N mit den ein-, zwei- oder dreiwerthigen Radicalen von Alkoholen und Säuren der Kohlenwasserstoffgruppe. Sie tragen daher im Allgemeinen theils den Charakter des Ammoniak, theils denjenigen der Kohlenwasserstoffverbindung, aus welcher sie hervorgegangen sind. Wir unterscheiden folgende Classen:

1) Derivate der Alkohole (Amine). Sie gehen aus den Alkoholen durch Austritt von $\overset{\prime}{H}Θ$ und Eintritt von $\overset{\prime}{N}H_2$, $\overset{\prime\prime}{N}H$ oder $\overset{\prime\prime\prime}{N}$ hervor, indem 1 Atom HΘ durch NH_2, 2 HΘ durch NH und 3 HΘ durch N ersetzt werden (einfache Amine, Diamine, Triamine). Die Amine können daher auch betrachtet werden als NH_3, in welchem 1, 2 oder 3 Atome H durch Alkoholradicale ersetzt sind. Z. B. $ȻH_3 . HΘ$ Methylalkohol, $ȻH_3 . NH_2$ Methylamin, $(ȻH_3)_2 . NH$ Dimethylamin, $(ȻH_3)_3 . N$ Trimethylamin. In manchen Aminen scheint der Stickstoff als fünfwerthiges Element vorzukommen. In solchen nimmt man dann häufig eine nicht isolirbare einwerthige Atomgruppe Ammonium NH_4 an, in welcher der H durch Radicale ersetzt werden kann (Ammoniumbasen), z. B. Tetraäthylammoniumhydroxyd, $(Ȼ_2H_5)_4 . NHΘ$. Diese Ammoniumbasen entsprechen demnach ganz den Ammoniumsalzen der unorganischen Chemie, wie NH_4Cl oder $NH_4SΘ_4H$, in welchen dem N ebenfalls fünf Valenzen zugeschrieben werden müssen.

2) Derivate der Säuren. Sie zerfallen in zwei Gruppen:

a) Körper, welche aus den Säuren hervorgehen, indem 1, 2 oder 3 Atome HΘ der Säure durch NH_2, NH oder N ersetzt sind: Amide. Sie sind demnach ganz analog den Aminen gebildet; wie dort das Alcoholradical, so bleibt hier das Säureradical unangegriffen, und es wird nur HΘ gegen die Ammoniakgruppe ausgetauscht. Demnach können die einbasischen Säuren nur ein Amid bilden, durch Austausch ihres einen HΘ-Molecüls gegen NH_2, aus den zweibasischen können zwei Amide, aus den drei- und mehrbasischen drei Amide hervorgehen, indem entweder 1 HΘ gegen NH_2 oder 2 HΘ gegen NH oder 3 HΘ gegen N ausgetauscht werden. Die Verbindungen mit $\overset{''}{N}H$ nennt man Imide, diejenigen mit $\overset{'''}{N}$ Nitrile. Z. B. $\overset{'}{C}H_3 . \overset{''}{Θ}Θ . \overset{'}{H}Θ$ Essigsäure, $\overset{'}{Θ}H_3 . \overset{''}{Θ}Θ . \overset{'}{N}H_2$ Acetamid. $Θ_2\overset{''}{H}_4 . \overset{''}{Θ}\overset{''}{Θ} . (\overset{'}{H}Θ)_2$ Milchsäure, $Θ_2\overset{''}{H}_4 . \overset{''}{Θ}\overset{''}{Θ} . \overset{'}{H}Θ . \overset{'}{N}H_2$ Lactamid, $C_2\overset{''}{H}_4 . \overset{''}{C}Θ . \overset{''}{N}H$ Lactimid.

b) Körper, welche aus den Säuren hervorgehen, indem NH_2, NH oder N für 1, 2 oder 3 Atome H in das Säureradical eingetreten sind: Aminsäuren. Z. B. $ΘH_3 . ΘΘ . HΘ$ Essigsäure, $ΘH_2 . NH_2 . ΘΘ . HΘ$ Amidoessigsäure.

Die Amine sind gleich dem Ammoniak stark basische Körper. Alle stärkeren kohlenstoffhaltigen Basen gehören wahrscheinlich in diese Classe. Die Amide und Aminsäuren dagegen sind in der Regel zwiespältige Formen: sie können bald mit Säuren bald mit Metallen Verbindungen eingehen. Im Allgemeinen aber haben die Aminsäuren, welche das Ammoniak in das Säureradical aufgenommen haben, den basischen Charakter desselben mehr verloren als die Amide.

Die Beziehung der drei Classen zu einander und zu den entsprechenden Alkoholen und Säuren fassen wir nochmals in dem folgenden Beispiel zusammen:

$(\overset{'}{Θ}H_3 . \overset{''}{Θ}H_2 .)\overset{'}{H}Θ$ Aethylalkohol		$\overset{'}{Θ}H_3 . \overset{''}{Θ}Θ . \overset{'}{H}Θ$ Essigsäure
$(\overset{'}{Θ}H_3 . \overset{''}{Θ}H_2 .)\overset{'}{N}H_2$ Aethylamin	$\overset{'}{Θ}H_3 . \overset{''}{Θ}Θ . \overset{'}{N}H_2$ Acetamid	$\overset{''}{Θ}H_2(NH_2) . \overset{''}{Θ}Θ . \overset{'}{H}Θ$ Amidoessigsäure.

In derselben Weise wie aus den Alkoholen und Säuren der Fettkörperreihe gehen auch aus den aromatischen Verbindungen Ammoniakderivate hervor.

Aus den einfachen Aminen, Amiden und Aminsäuren entstehen zusammengesetzte Amidverbindungen, indem entweder mehrere Alkohol- oder Säureradicale durch NH oder N zusammengehalten sind, oder indem die Ammoniakgruppe sich in mehrfacher Weise, sowohl durch Ersatz des HΘ wie des H, mit dem Radical verbindet. Z. B.:

Benzoylamidoessigsäure (Hippursäure)	Amidobernsteinsäureamid
$(Θ_2\overset{''}{H}_3Θ)(Θ_7\overset{'}{H}_5O)\overset{''}{N}H$	$(Θ_2\overset{''}{H}_3NH_2) . \overset{''}{Θ}\overset{''}{Θ} . \overset{'}{N}H_2 . \overset{''}{Θ}\overset{''}{Θ} . \overset{'}{H}Θ$
Radical der Essigsäure u. Benzoësäure durch NH an einander gebunden.	Aus der Amidobernsteinsäure $Θ_2H_3 . NH_2 . CΘ . HΘ . CΘ . HΘ$ hervorgegangen, indem durch Eintritt von NH_2 für 1 HΘ das Amid derselben gebildet wird.

Die Eiweisskörper und ihre nächsten stickstoffhaltigen Abkömmlinge liefern sowohl bei ihrer Zersetzung durch Einwirkung starker chemischer Agentien und durch die Fäulniss wie bei ihrer natürlichen Spaltung in den Organismen als letztes stickstoffhaltiges Endproduct Ammoniak. Ehe aber dieser Grenzpunkt ihrer Spaltung erreicht ist, treten stets Verbindungen auf, in welchen das Ammoniak noch an Kohlenwasserstoffderivate gekettet ist. Diese complexen Abkömmlinge des Ammoniaks und der Kohlenwasserstoffe sind natürlich von um so zusammengesetzterer Beschaffenheit, je früheren Stufen der Spaltung sie angehören. Ebendesshalb besitzen wir über die Constitution einiger der wichtigsten Erzeugnisse des Lebensprocesses, die zu diesen Ammoniakderivaten gehören, noch keine Aufschlüsse. Einstweilen lässt sich nur die bemerkenswerthe Thatsache verzeichnen, dass weitaus die meisten Pflanzenproducte starke Basen sind (Alkaloïde), während die ihnen gegenüberstehenden Zersetzungsstoffe des Thierleibes entweder saure oder indifferente Eigenschaften besitzen. Ueber den Grund dieses Unterschiedes geben uns die einfacheren und darum in ihrer Constitution bekannteren Ammoniakderivate Aufschluss. Weitaus die meisten thierischen Stoffe dieser Gruppe stellen nämlich Amide oder Aminsäure dar, bald einfachster Art wie der Harnstoff (Amid der Kohlensäure), das Glycin (Amidoessigsäure), Leucin (Amidocapronsäure), bald von zusammengesetzterer Beschaffenheit, wie das Taurin (Aethylamidoschwefelsäure), die Hippursäure (Benzoylglycin), welcher letzteren die gepaarten Gallensäuren (Cholalsäureglycin, Cholalsäuretaurin) analog sind. Nach allen Zersetzungen, welche die complicirteren Ammoniakderivate des Thierleibes, Harnsäure, Xanthin, Kreatin, Kreatinin, Tyrosin u. a., erfahren, muss für sie eine analoge Constitution angenommen werden: sie sind zusammengesetzte Amide und Aminsäuren, d. h. Verbindungen, in welchen das Ammoniak mit den Radicalen stickstofffreier S ä u r e n gepaart ist, und ebendesshalb haben viele derselben, wie die Harnsäure, Inosinsäure, Hippursäure, die Gallensäuren, saure Eigenschaften bewahrt, während andere, wie Harnstoff, Glycin, Taurin, Leucin, Tyrosin, Kreatin, neutral sind, insofern sie sowohl mit Säuren als mit Basen salzähnliche Verbindungen eingehen. Die einzigen entschiedenen Basen des Thierleibes sind das Kreatinin und Neurin; letzteres ist aber zugleich (abgesehen von den bei der Zersetzung thierischer Stoffe sich bildenden flüchtigen Verbindungen Trimethylamin und Naphthylamin) das einzige bekannte Ammoniakderivat des Thierkörpers, welches in die Reihe der Amine gehört.

Im Gegensatze hierzu stellen die meisten Amidverbindungen der Pflanze höchst wahrscheinlich A m i n e, also solche Verbindungen dar, in welchen die Ammoniakgruppe mit Alkoholradicalen gepaart ist. Für einige der sogenannten Alkaloïde, Coniin, Nicotin, geht dies daraus hervor, dass sie s a u e r s t o f f f r e i, also den künstlich dargestellten Aminen, in welchen der Wasserstoff des Ammoniak unmittelbar durch Kohlenwasserstoffe ersetzt ist, Methylamin ($CH_3 . NH_2$) oder Benzolamin (Anilin $C_6H_5 . NH_2$),

offenbar analog constituirt sind. Bei den sauerstoffhaltigen Alkaloïden spricht dafür allerdings nur ihre stark basische Natur. Sie können theils Ammoniumbasen (analog dem Trimethylammoniumhydroxyd) sein, in welchen H durch Alkoholradicale ersetzt ist, theils Amine höheratomiger Alkohole, in welchen nicht für alle HΘ-Molecüle die Ammoniakgruppe eingetreten ist. Manche unter den Alkaloïden aufgezählte Körper scheinen aber allerdings auch Säureradicale zu enthalten, insofern in ihnen die Gruppe ЄΘ anzunehmen ist, welche nur einem Säureradical angehören kann. Hierher sind z. B. wahrscheinlich das Theobromin und Theïn (Caffein) zu zählen, welche aber auch zu den schwächsten Pflanzenbasen gehören.

Ein weiterer Unterschied zwischen den Ammoniakverbindungen des Pflanzen- und Thierleibes liegt in der Vielgestaltigkeit der pflanzlichen Erzeugnisse gegenüber der Einförmigkeit der thierischen Stoffwechselproducte. Während die einzelnen stickstoffhaltigen Pflanzenbasen auf bestimmte Gattungen und selbst Arten beschränkt sind, begegnen uns in der ganzen Thierreihe die nämlichen Ammoniakderivate, Harnstoff, Harnsäure, Glycin, Taurin u. s. w. Dieser Unterschied muss seinen Grund in der grösseren Mannigfaltigkeit der stickstofffreien Paarlinge haben, welche im pflanzlichen Organismus in die Amidverbindungen eintreten. Höchst wahrscheinlich sind es hauptsächlich die dem Thierleibe fast ganz fehlenden und von den Pflanzen in grosser Mannigfaltigkeit hervorgebrachten Körper der aromatischen Gruppe, welche als Radicale aromatischer Alkohole oder Säuren viele pflanzliche Amidverbindungen bilden helfen.

Bei der grossen Verschiedenheit, welche die in den Organismen erzeugten Amidverbindungen darbieten, muss hinsichtlich ihrer Eigenschaften auf die Erörterung der einzelnen Körper in der spec. Physiologie verwiesen werden. Im Allgemeinen lässt sich nur hervorheben, dass die einfacheren Amine flüchtige Substanzen sind (so auch die sauerstofffreien Pflanzenbasen), während die zusammengesetzteren (z. B. das Neurin) ebenso wie alle Amide und Aminsäuren nicht flüchtige, meistens krystallisirbare Körper darstellen. Die zusammengesetzteren Amidverbindungen zerfallen leicht durch verschiedene Einwirkungen (Kochen mit Alkalien, Säuren) in einfachere, welche ihnen verwandt sind, und in stickstofffreie Paarlinge, z. B. Hippursäure in Glycin und Benzoësäure, Harnsäure in Harnstoff und Oxalsäure u. s. w. Bei den eingreifendsten Zersetzungen liefern sie alle Ammoniak neben Kohlensäure und andern flüchtigen Säuren (Ameisensäure, Essigsäure u. s. w.).

Die Beziehungen der wichtigeren Amidverbindungen des Pflanzen- und Thierleibes ergeben sich aus der folgenden Uebersicht, in der wieder der pflanzliche, thierische oder gemischte Ursprung der einzelnen durch die Zeichen *, † und ** angedeutet ist. Einige nicht mit solchen Zeichen versehene Körper sind bis jetzt als Bestandtheile der Organismen nicht beobachtet und hier nur aufgenommen, weil sie Mittelglieder oder wichtige Zersetzungsproducte anderer Verbindungen darstellen.

Amine.

Trimethylamin $(CH_3)_3N$ **
Naphthylamin $C_{10}H_7 . NH_2$ **

Zusammengesetzte Aminbase.

Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd
(Neurin, Cholin, Sinkalin)

$C_2H_4 . O . (CH_3)_3 . N . HO$ †

Amine unbekannter Abkunft.

(Sauerstofffreie Alkaloïde.)

Coniin $C_8H_{14} . NH$ *
Nicotin $C_{10}H_{14}N_2$ *
Sparteïn $C_{15}H_{26}N_2$ *
Indol C_8H_7N †

Amide.

Carbamid (Harnstoff) $CO(NH_2)_2$
$= CH_4N_2O$ †

Sauerstoffhaltige Ammoniakderivate von unbekannter Constitution.

a. Pflanzlichen Ursprungs.
(Sauerstoffhaltige Alkaloïde.)

Atropin $C_{17}H_{23}NO_3$ *
Morphin $C_{17}H_{19}NO_3$ *
Codeïn $C_{18}H_{21}NO_3$ *
Thebaïn $C_{19}H_{21}NO_3$ *
Papaverin $C_{21}H_{21}NO_4$ *
Narcotin $C_{22}H_{23}NO_7$ *
Chinin $C_{20}H_{24}N_2O_2$ *
Cinchonin $C_{20}H_{24}N_2O$ *
Strychnin $C_{21}H_{22}N_2O_2$ *
Brucin $C_{23}H_{26}N_2O_4$ *
u. a.

b. Thierischen Ursprungs.

Harnsäure $C_5H_4N_4O_3$ †
Xanthin $C_5H_4N_4O_2$ †
Sarkin $C_5H_4N_4O$ †
Guanin $C_5H_5N_5O$ †
Kreatin $C_4H_9N_3O_2$ †
Kreatinin $C_4H_7N_3O$ †
Tyrosin $C_9H_{11}NO_3$ †
Inosinsäure $C_{10}H_{14}N_4O_{11}$ †
Kynurensäure $C_{20}H_{14}N_2O_6$ (?). †

Aminsäuren.

Amidoessigsäure (Glycin)
$C_2H_3(NH_2)O_2 = C_2H_5NO_2$ †
Amidovaleriansäure (Butalanin)
$C_5H_7(NH_2)O_2 = C_5H_9NO_2$ †
Amidocapronsäure (Leucin)
$C_6H_{11}(NH_2)O_2 = C_6H_{13}NO_2$ †
Amidobernsteinsäure (Asparaginsäure)
$C_2H_3 . NH_2(CO . HO)_2 = C_4H_7NO_4$.

Zusammengesetzte Aminsäuren.

Amidobernsteinsäureamid (Asparagin)
$C_2H_3 . NH_2 . CO . NH_2 . CO . HO = C_4H_8N_2O_3$ *
Methylglycin (Sarkosin)
$C_2H_2(CH_3) . (NH_2)O_2 = C_3H_7NO_2$
(Zersetzungsproduct des Kreatin).
Benzoylglycin (Hippursäure)
$C_2H_3O . C_7H_5O . NH = C_9H_9NO_3$ †
Aethylamidoschwefelsäure (Amidoisäthionsäure, Taurin)

$CH_2 . NH_2 . CH_2 . SO_2 . HO = C_2H_7NSO_3$ †

(Hervorgegangen aus der Isäthionsäure $CH_2 . HO . CH_2 . SO_2 . HO$, welche ihrerseits aus dem Aethylenalkohol $CH_2 . HO . CH_2 . HO$ durch Aufnahme von SO_3 entspringt).

Glykocholsäure $C_{24}H_{39}(C_2H_4NO)O_5 = C_{26}H_{43}NO_6$ †
(Cholalsäure, $C_{24}H_{40}O_5$, in welcher 1 Atom H durch Glycin — HO ersetzt ist).
Taurocholsäure
$C_{24}H_{39}(C_2H_6NSO_2)O_5 = C_{26}H_{45}NSO_7$ †
(Cholalsäure, in welcher 1 Atom H durch Taurin — HO ersetzt ist).

Der Harnstoff, das wichtigste stickstoffhaltige Umsetzungsproduct des Thierkörpers, ist das Amid der einfachsten kohlenstoffhaltigen Säure, der Kohlensäure. Diese, die wir im freien Zustande nur als Anhydrid (CO_2) kennen, hat in ihren Verbindungen die Zusammensetzung $CO.(HO)_2$. Im Harnstoff ist an Stelle jedes Hydroxylmoleculs 1 Molecül NH_2 getreten. Unter denjenigen Amidverbindungen, deren Constitution bis jetzt noch nicht oder nicht hinreichend sicher bekannt ist, steht die Harnsäure mit dem Harnstoff in naher chemischer Beziehung, da bei ihren Zersetzungen als Spaltungsproduct häufig Harnstoff neben einer stickstofffreien Säure (Oxalsäure, Kohlensäure) auftritt. Es ist daher möglich, dass in ihr Harnstoff oder ein dem Harnstoff verwandtes Ammoniakderivat mit Radicalen stickstofffreier Säuren gepaart, oder aber dass in ihr das Radical Cyan enthalten ist, da der Harnstoff bei seiner künstlichen Darstellung durch eine Umlagerung einer Cyanverbindung in eine Amidverbindung entsteht. Für die erste Annahme liesse sich, abgesehen von der künstlichen und natürlichen (im Organismus erfolgenden) Entstehung des Harnstoffs aus Harnsäure, noch anführen, dass wir eine Anzahl zusammengesetzter Harnstoffverbindungen kennen, welche meist bei der Zersetzung der Harnsäure durch Alkalien, Säuren u. s. w. auftreten, und welche sämmtlich Amidverbindungen darstellen. Da diese künstlichen Zersetzungsproducte der Harnsäure auf die Constitution der zusammengesetzteren Ammoniakderivate überhaupt einiges Licht werfen, so folgt hier eine Uebersicht der häuptsächlichsten:

Zusammengesetzte Carbamidverbindungen.

Oxalylharnstoff (Parabansäure) $\overset{''}{C}O\,(\overset{''}{N}H)_2\,(\overset{''}{C}O)_2 = C_3H_2N_2O_3$, 2 Atome H im Carbamid sind ersetzt durch das 2basische Radical der Oxalsäure $CO.CO$.

Oxalursäure $\overset{''}{C}O.\overset{'}{N}H_2.\overset{''}{N}H.(\overset{''}{C}O)_2.\overset{'}{H}O = C_3H_4N_2O_4$ (Oxalylharnstoff + H_2O), Carbamid, in welches das 1basische Oxalsäureradical $(CO)_2.HO$ für 1 H eingetreten ist.

Oxaluramid $\overset{''}{C}O.\overset{'}{N}H_2.\overset{''}{N}H.(\overset{''}{C}O)_2.\overset{'}{N}H_2 = C_3H_5N_3O_3$, Oxalursäure, in welcher das Molecül HO durch NH_2 ersetzt ist.

Mesoxalylharnstoff (Alloxan) $\overset{''}{C}O.(\overset{''''}{N}H)_2(\overset{''''}{C}O)_2.\overset{''}{C}O = C_4H_2N_2O_4$ (Oxalylharnstoff + CO), Oxalylharnstoff, dessen Molecüle durch ein weiteres Molecül CO verbunden sind.

Alloxansäure $\overset{''}{C}O.\overset{'}{N}H_2.\overset{''}{N}H.(\overset{''''}{C}O)_2.\overset{'}{H}O.\overset{''}{C}O = C_4H_4N_2O_5$ (Mesoxalylharnstoff + H_2O), Oxalursäure, deren Gruppirung durch ein hinzugetretenes CO geändert ist.

Malonylharnstoff (Barbitursäure) $\overset{''}{C}O.(\overset{''''}{N}H)_2.\overset{''}{C}H_2.(\overset{''}{C}O)_2 = C_4H_4N_2O_3$ (Alloxan — H_2O), Carbamid, in welchem 2 H durch das 2basische Radical der Malonsäure $CH_2.(CO)_2$ ersetzt sind.

Oxymalonylharnstoff (Dialursäure) $\overset{''}{CO} . (\overset{''''}{N}H)_2 . \overset{'''}{C}H . (\overset{''''}{CO})_2 . \overset{'}{H}O = C_4H_4N_2O_4$

(Alloxan — H_2O), Carbamid, in welchem 2 H durch das Radical der Oxymalonsäure $CH . (CO)_2 . HO$ ersetzt sind.

Amidooxymalonylharnstoff (Uramil) $\overset{''}{CO} . (\overset{''''}{N}H)_2 . \overset{'''}{C}H . (\overset{''''}{CO})_2 . \overset{'}{N}H_2 = C_4H_5N_3O_3$,

Oxymalonylharnstoff, in welchem NH_2 für HO eingetreten ist.

Allantoïn $C_4H_6N_4O_3$, vielleicht $CO(NH)_2C(NH_2) . (CO)_2 . NH_2$ (Biamidooximalonylharnstoff), d. h. Uramil, in welchem 1 H des Säureradicals durch NH_2 vertreten ist.

Glycolylharnstoff (Hydantoïn) $\overset{''}{CO} . (\overset{''''}{N}H)_2 . \overset{''}{C}H_2 . \overset{''}{CO} = C_3H_4N_2O_2$, Carbamid,

in welchem 2 H durch das Radical der Glycolsäure $CH_2 . CO$ ersetzt sind.

Von allen diesen Körpern ist nur ein einziger, das Allantoïn, auch als Bestandtheil des Thierkörpers (in der Allantoisflüssigkeit und im fötalen Harn) nachgewiesen.

Für die zweite der oben als möglich hingestellten Annahmen, dass der Harnstoff aus Cyanverbindungen hervorgegangen, zu denen die Harnsäure selber zu rechnen sei, spricht nicht nur der Umstand, dass die künstliche Darstellung des Harnstoffs auf einer einfachen Umlagerung der Atome des cyansauren Ammoniums in der Wärme beruht ($CN . NH_4 . O = CO(NH_2)_2$), sondern dass er auch bei seiner Zersetzung leicht Cyanverbindungen (Cyansäure oder Cyanursäure) liefert. Die nächsten chemischen Verwandten des Harnstoffs können zudem als Derivate des Carbamid wie als Cyanverbindungen angesehen werden. Schon die Vergleichung der in beiden Fällen gewonnenen Molecularformeln und noch mehr die Untersuchung der Zersetzungen dieser Körper zeigt aber, dass in der Regel ihre Betrachtung als Cyanverbindungen die naturgemässere ist. Wir lassen eine Uebersicht solcher in die Cyangruppe hinüberreichender Verwandten des Harnstoffs hier folgen.

Uebergang der Carbamidverbindungen in Cyanverbindungen.

Carbamid (Harnstoff) $\overset{''}{CO} . (\overset{'}{N}H_2)_2$

Carbaminsäure $\overset{''}{CO} . \overset{'}{H}O . \overset{'}{N}H_2$

Carbimid $\overset{''}{CO} . \overset{'''}{N} . \overset{'}{H} = \overset{'}{C}N . \overset{'}{H}O$ Cyansäure.

(Der Ausdruck Carbimid ist nicht vollkommen correct, weil N vom H isolirt angenommen werden muss, um die Verbindung als gesättigte betrachten zu können.)

Sulfocyansäure (Rhodanwasserstoffsäure) $\overset{'}{C}N . \overset{'}{H}S$ †
(Im menschlichen Speichel beobachtet.)

Cyanursäure $(\overset{VI}{\text{ꞒΘ}})_3 . (\overset{VI}{NH})_3 = (\overset{'''}{\text{Ꞓ}}N)_3 . (\overset{'''}{H\Theta})_3$.

Cyanuramid (Melamin) $\overset{XII}{\text{Ꞓ}_3} . (\overset{'''}{NH_2})_3 . \overset{IX}{N_3} = (\overset{'''}{\text{Ꞓ}}N)_3 . (\overset{'''}{NH_2})_3$.

Guanidin $\overset{IV}{\text{Ꞓ}} . \overset{''}{NH} . (\overset{''}{NH_2})_2 = \overset{'}{\text{Ꞓ}}N . \overset{'}{H} . (\overset{''}{NH_2})_2$,
(Harnstoff, in welchem Θ durch NH, oder Cyansäure, in welcher Θ durch $(NH_2)_2$ ersetzt ist.)

(Cyanwasserstoff $\overset{IV}{\text{Ꞓ}} . \overset{'''}{N} . \overset{'}{H} = \overset{'}{\text{Ꞓ}}N . \overset{'}{H}$.)

Von allen diesen Körpern ist nur das **Guanidin** dem Harnstoff höchst analog constituirt, indem das Θ-Atom des Harnstoffs in ihm durch NH vertreten ist. Dies ist desshalb von Interesse, weil das Guanidin zu einigen Stoffwechselproducten des thierischen Körpers, dem Kreatin und Kreatinin, wahrscheinlich in naher Beziehung steht. Es ist nämlich

Kreatin = Glycolylmethylguanidin, d. h. Methylguanidin (Methyluramin), in welchem 1 H durch das Radical $\overset{''}{\text{Ꞓ}H_2} . \overset{''}{\text{ꞒΘ}} . \overset{'}{H\Theta}$ (1basisches Radical der Glycolsäure) ersetzt ist.

Kreatinin = Oxyglycolylmethylguanidin, d. h. Methyluramin, in welchem 2 H durch $\overset{''}{\text{Ꞓ}H_2} . \overset{''}{\text{ꞒΘ}}$ (2basisches Radical der Glycolsäure) ersetzt ist.

Guanidin	Methyluramin	Kreatin
$\text{Ꞓ} . NH . (NH_2)_2$	$\text{Ꞓ} . N(\text{Ꞓ}H_3) . (NH_2)_2$	$\text{Ꞓ} . N(\text{Ꞓ}H_3) . NH_2 . NH(\text{Ꞓ}H_2 . \text{ꞒΘ} . H\Theta)$

Kreatinin
$\text{Ꞓ} . N(\text{Ꞓ}H_3) . NH_2 . N(\text{Ꞓ}H_2 . \text{ꞒΘ})$.

Das Tyrosin ist vielleicht Aethylamidooxybenzoësäure = $\text{Ꞓ}_6H(NH . C_2H_5) . \text{ꞒΘ} . (H\Theta)_2$, d. h. Oxybenzoësäure $(\text{Ꞓ}_6H_2\text{ꞒΘ} . (H\Theta)_2)$, in welcher 1 H durch NH_2 ersetzt ist, in welchem letzteren wieder 1 H durch Ꞓ_2H_5 (Aethyl) vertreten wird.

Von der Harnsäure hat man nach ihren Zersetzungsweisen vermuthet, dass sie die Radicale der Oxalsäure und Ameisensäure enthalte.

$$2(\text{Ꞓ}_2H_2\Theta_4) + \text{Ꞓ}H_2\Theta_2 + 4\,NH_3 - 7\,H_2\Theta = \text{Ꞓ}_5H_4N_4\Theta_3.$$
Oxalsäure Ameisensäure Harnsäure

Nimmt man in ihr das Radical-Cyan an, so lässt sie sich dagegen auffassen als Tartronsäure (S. 58) $\text{Ꞓ}_3H_4\Theta_5$, in welcher $(H\Theta)_2$ durch $(NH . \text{Ꞓ}N)_2$ vertreten ist, demnach als

Tartronylcyansäure = $\text{Ꞓ}H . (\text{ꞒΘ})_2 . (NH . \text{Ꞓ}N)_2$.

§. 19. Unverbrennliche Bestandtheile der Organismen.

Die kohlenstoffhaltigen Verbindungen, welche in die Zusammensetzung der Organismen eingehen, sind in diesen mit unverbrennlichen, sogenannten **unorganischen Verbindungen** innig vereinigt. Diese

letzteren verlassen meistens den Organismus in derselben Form, in welcher er sie von aussen aufnahm. Trotzdem sind mehrere derselben von wichtiger physiologischer Bedeutung.

Keinem pflanzlichen oder thierischen Organismus fehlt das Wasser. Es ist das allgemeine Quellungs- und Lösungsmittel, das namentlich in den jugendlichen Zellen dem Gewicht nach den Hauptbestandtheil, oft $^3/_4$ der ganzen Masse, ausmacht. Im pflanzlichen Organismus findet sich das Wasser zum Theil in die Eiweisskörper, zu einem kleineren Theil auch in die Cellulosewandungen imbibirt, vorzüglich aber ist es im Zellsafte enthalten. Im thierischen Organismus ist es Quellungsmittel der Eiweisskörper und der andern Gewebebildner; die letzteren besitzen ein sehr verschiedenes Quellungsvermögen und sind bald ebenso reichlich von Flüssigkeit durchtränkt wie die plastischen Eiweisskörper (die leimgebende Substanz des Bindegewebes), bald fast vollkommen starr und für Flüssigkeit wenig durchdringlich (Knochen, Knorpel, elastische Substanz, Oberhaut). In ihrem Inhalt führt die thierische Zelle niemals wässerige Lösungen, dagegen scheidet dieselbe öfter wasserreiche Secrete aus (Drüsenzelle).

Die Flüssigkeit der jugendlichen Pflanzenzelle enthält Sauerstoff, Kohlensäure und Ammoniakgas. Das am reichlichsten vorhandene unter diesen Gasen, die in den alternden Pflanzenzellen allmälig verschwinden, ist die Kohlensäure. In den thierischen Organismen sind nur der Sauerstoff und die Kohlensäure normale Hauptbestandtheile. Beide Gase sind bei den höheren Thieren namentlich in gewissen Zellen, in den Zellen des Blutes, vorhanden, und während in der Pflanze die Kohlensäure überwiegt, enthalten die Elementarorganismen der Thiere den Sauerstoff in grösserer Menge.

Einen wesentlichen Bestandtheil des pflanzlichen Organismus bilden die Metalle der Alkalien und alkalischen Erden. Sie sind meist im Zellsafte gelöst, theils an organische Säuren, theils an Mineralsäuren gebunden. Die mit organischen Säuren (Aepfelsäure, Weinsäure u. s. f.) verbundenen Alkalien werden in der Asche der Pflanze als kohlensaure Salze gefunden, da die Pflanzensäuren durch die Sauerstoffaufnahme bei der Verbrennung immer in die sauerstoffreichste Verbindung des Kohlenstoffs, in die Kohlensäure, übergehen, während ihr Wasserstoff sich mit dem Sauerstoff zu Wasser verbindet. Auch die Schwefelsäure der in der Asche enthaltenen schwefelsauren Alkalien ist zum Theil aus der Oxydation des Schwefels organischer Verbindungen entstanden. Unter den Salzen der Mineralsäuren sind das Chlornatrium, das Chlorkalium und der phosphorsaure Kalk die wichtigsten. Diese Salze fehlen namentlich niemals der jugendlichen Pflanzenzelle und sind hier innig mit den Eiweisskörpern gemengt. Eine Substanz, die immer erst in den alternden Zellen sich ablagert, ist dagegen die Kieselerde. Sie findet sich namentlich in den der Oberfläche zunächst liegenden Schichten und gibt so eine Art von schützendem Panzer ab.

Die wesentlichen Mineralbestandtheile der pflanzlichen Zelle sind auch der Thierzelle eigen. Die jugendliche Zelle enthält in beiden Reichen nicht nur dieselben Bestandtheile, sondern auch beide in nahezu denselben Mengeverhältnissen. Nur pflegt in den Pflanzenbestandtheilen das Alkali, in den Thiergeweben die Phosphorsäure zu überwiegen; auch dieser Unterschied fehlt übrigens in der ersten Bildungszeit. So lange das Protoplasma die Pflanzenzelle erfüllt, findet man in derselben vorzüglich phosphorsaure Salze; diese treten zurück, und nimmt dagegen das Kali zu, sobald die Kohlehydrate sich zu bilden beginnen. Im Thierorganismus kommen phosphorsaurer Kalk, phosphorsaures Natron und Kali theils als alkalische, theils als saure Salze vor. Die sauer reagirenden Verbindungen $P\Theta_4H_2Na$ und $P\Theta_4H_2K$ finden sich im Saft der Muskeln und im Harn, die alkalisch reagirenden Verbindungen $P\Theta_4HNa_2$ und $P\Theta_4HK_2$ im Blute. Der phosphorsaure Kalk ist in den festen Geweben, die er vorzüglich zusammensetzt, in den Knochen und Zähnen, als dreibasisches Salz, $P_2\Theta_8Ca_3$, vorhanden. Wo er in thierischen Flüssigkeiten gelöst vorkommt, da ist er theils als saures Salz ($P_2\Theta_8H_4Ca$ im Harn), theils in freier Kohlensäure oder in organischen Säuren gelöst und meist innig an Albuminate gebunden. Neben dem phosphorsauren Kalk findet sich immer eine kleinere Menge phosphorsaurer Bittererde, und zwar in correspondirenden Verbindungen ($P_2\Theta_8Mg_3$, im Harn $P_2\Theta_8H_4Mg$). Endlich sind neben diesen phosphorsauren Salzen stets auch kohlensaurer Kalk und kohlensaure Bittererde anzutreffen, theils in fester Form, theils gelöst in einem Ueberschuss von Kohlensäure. Während im Organismus der Fleischfresser die Menge der kohlensauren Salze sehr gering ist, werden dieselben in ziemlich beträchtlicher Quantität in dem Pflanzenfresser gebildet, in welchem sie aus der Oxydation pflanzensaurer Alkalien entstehen.

Zu den wichtigsten Mineralbestandtheilen des Thierkörpers gehören endlich die Chlorsalze der Alkalien. In Wasser gelöst durchtränken sie alle Zellen und Gewebe. Das Chlornatrium ist das verbreitetste derselben: es ist namentlich Bestandtheil der secernirten Flüssigkeiten und der Intercellularsubstanzen, während das Chlorkalium in überwiegender Menge in der Flüssigkeit der Zelle selbst gelöst ist. Der Gehalt der organisirten Elemente an diesen Salzen ist ein äusserst constanter. Aus der Zersetzung der Chloride stammt die einzige unorganische Säure, die, neben der Kohlensäure, im freien Zustand im Thierkörper vorkommt, die Chlorwasserstoffsäure. Sie wird, so weit bekannt ist, ausschliesslich von den Drüsenzellen des Magens gebildet und abgesondert.

II. Die Functionen der Elementarorganismen.

Wie die Gewebe und Organe des Pflanzen- und Thierkörpers aus der Zelle entspringen, so sind auch die Functionen, deren der zusammengesetzte Organismus vermöge seines Aufbaus aus den verschiedenen Geweben und Organen fähig ist, vorgebildet in den Functionen des Elementarorganismus. Die wichtigsten physiologischen Aeusserungen der Zelle sind: Ernährung, selbständige Bewegung und Fortpflanzung. Diese drei Grundfunctionen entsprechen den drei Hauptbestandtheilen des Elementarorganismus: der Membran, dem Inhalt und dem Kern. Auf den die Ernährung vermittelnden Stoffwechsel der Zelle ist die Umhüllungshaut, wo eine solche existirt, von wesentlichem Einflusse, die Bewegung und andere Aeusserungen lebendiger Kräfte sind an den Inhalt gebunden, und bei der Fortpflanzung scheint dem Kern eine fundamentale Bedeutung zuzukommen.

1. Der Stoffwechsel der Zelle.

Die Ernährung der Zelle beruht auf einem fortwährenden Wechsel der Stoffe, bei welchem dieselbe 1) diejenigen Stoffe, aus denen sie ihre Bestandtheile ergänzen kann, von aussen aufnimmt, 2) diese Stoffe assimilirt, d. h. in Verbindungen umwandelt, die ihren eigenen Bestandtheilen gleichartig zusammengesetzt sind, 3) während und in Folge ihrer Function Zersetzungsproducte ihrer Bestandtheile bildet und endlich 4) diese Zersetzungsproducte wieder nach aussen abgibt.

Von diesen Vorgängen sind der erste und vierte an sich mechanischer Art, obgleich sie auf einer gegenseitigen chemischen Anziehung der Stoffe innerhalb und ausserhalb der Zelle beruhen können; der zweite und dritte aber sind chemische Processe, bei welchen theils aus einfacheren Verbindungen zusammengesetzte sich bilden, theils zusammengesetzte Verbindungen in einfachere zerfallen.

A. Der mechanische Stoffwechsel der Zelle.

Jede Zellmembran bildet eine mit zahllosen wassererfüllten Poren versehene Scheidewand, welche den Inhalt der Zelle von ihrer Umgebung trennt. Diese Umgebung kann entweder durch die Atmosphäre oder durch eine äussere mehr oder weniger flüssige Masse, sei es ein umgebendes flüssiges Medium oder das Plasma einer Ernährungsflüssigkeit oder endlich halbflüssige Intercellularsubstanz, gebildet werden. Es kann ferner der Zelleninhalt durch seine Massezunahme einen bedeutenden Druck auf die

Innenfläche der Membran ausüben und so durch die Interstitien derselben nach aussen zu dringen streben, oder es kann bei ziemlicher Gleichheit des Drucks ein wechselseitiger Austausch der flüssigen Stoffe des Inhalts und der Umgebung der Zelle eintreten. Jene einseitige Bewegung bezeichnet man als Filtration, den wechselseitigen Austausch flüssiger Stoffe dagegen als Diffusion oder Osmose.

Obgleich der mechanische Stoffaustausch zunächst an Flüssigkeiten studirt wurde, welche durch Membranen von einander getrennt sind, so lassen sich die so gefundenen Gesetze doch unmittelbar auch auf jenen Fall anwenden, wo ein mit Flüssigkeit imbibirter Körper mit einer äussern Lösung in Wechselwirkung steht. Da nämlich die Membran immer einen imbibirten Körper darstellt, so unterscheidet sich dieser letzte Fall von dem ersten nur dadurch, dass bei ihm die eine der in Wechselwirkung tretenden Lösungen nicht erst allmälig in die Poren, welche den Austausch vermitteln, eintritt, sondern von Anfang an darin enthalten ist. Die Gesetze der Osmose können also unbedenklich auf die membranlosen Zellen übertragen werden. Zur Feststellung dieser Gesetze hat man sogar durchweg die einfachen Zellmembranen durch zusammengesetztere organische Scheidewände (Harnblasen, Darmhäute u. s. w.) oder selbst durch unorganisirte Scheidewände (z. B. Thonwände, Collodiummembranen) ersetzen müssen. Es versteht sich von selbst, dass aus den hier beobachteten Erscheinungen nur insoweit Schlüsse auf den Stoffaustausch durch Zellen gezogen werden dürfen, als jene Scheidewände eine den Zellbestandtheilen analoge physikalische Beschaffenheit besitzen.

§. 20. Filtration durch organische Membranen.

Jede Flüssigkeit kann durch eine Membran, welche in ihr quellungsfähig ist, filtriren. Die Geschwindigkeit der Filtration steht im directen Verhältnisse zu dem Druck, mit welchem die Flüssigkeit auf der Membran lastet, und sie wächst rasch mit steigender Temperatur. Lösungen der verschiedenen Salze gehen nahezu unverändert durch die Membran hindurch: höchstens ist das Filtrat, weil die Membran Wasser zurückhält (§. 10), etwas concentrirter als die ursprüngliche Flüssigkeit. Davon wesentlich verschieden verhalten sich die Lösungen der Colloïde. Bei ihrer Filtration wird allgemein der Procentgehalt des Filtrates kleiner als derjenige der ursprünglichen Lösung, hier lässt daher die Membran mehr Wasser als gelöstes Eiweiss oder Gummi u. s. w. hindurchtreten. Diese Erscheinung erklärt sich daraus, dass die Colloïdkörper, vielleicht wegen der bedeutenden Grösse, welche ihre Molecüle besitzen, ausserordentlich schwer von den Poren der Thier- und Pflanzengewebe aufgenommen werden: die Membran entzieht daher einer Colloïdlösung vorzüglich Wasser, welches filtrirt, während eine concentrirtere Colloïdlösung zurückbleibt.

Der relative Procentgehalt eines Colloïdfiltrates, d. h. sein Procentgehalt im Verhältniss zu demjenigen der ursprünglichen Flüssigkeit, ist ferner von folgenden Bedingungen abhängig: 1) Mit abnehmendem absolutem Procentgehalt

der filtrirenden Flüssigkeit nimmt der relative Gehalt des Filtrates ab. Filtrirt man daher wiederholt eine und dieselbe Colloïdlösung, so geht immer weniger feste Substanz hindurch, und man nähert sich einer Grenze, wo bloss Wasser filtrirt wird, obgleich die Flüssigkeit noch aufgelöstes Colloïd enthält. 2) Mit steigender Temperatur sinkt der relative Procentgehalt. 3) Mit zunehmendem Druck wächst derselbe. Durch den Druck werden ohne Zweifel allmälig die Poren der Membran erweitert; man findet daher, dass bei längerem Gebrauch einer und derselben Membran sowohl die Filtrationsgeschwindigkeit als der relative Procentgehalt des Filtrates wächst. Von grossem Interesse ist endlich der Einfluss der Colloïde auf die Filtration von Salzen, die in derselben Flüssigkeit gelöst sind. Es zeigt sich nämlich, dass der Gehalt des Filtrates an Salz den der ursprünglichen Flüssigkeit um so mehr übertrifft, je mehr das Filtrat in Bezug auf Eiweiss oder Gummi verdünnt ist. Verschieden von den Colloïden verhalten sich die Verdauungsproducte der Eiweisskörper, die Peptone, welche, gleich Salzlösungen, schnell und in unverminderter Concentration filtriren.

Manche dieser Erscheinungen, namentlich die Gesetze der Filtrationsgeschwindigkeit, erklären sich unmittelbar als Capillarwirkungen: in der That ist die Geschwindigkeit der Flüssigkeitsbewegung durch Capillarröhren nach den Versuchen von Poiseuille in derselben Weise von Druck und Temperatur bedingt. Dagegen können die Concentrationsänderungen der Salz- und Colloïdlösungen, die in Folge der Filtration eintreten, nur, wie oben angedeutet, aus der Verwandtschaft der organischen Membranen zum Wasser und zu den im Wasser gelösten Stoffen abgeleitet werden. Die Zusammensetzung des Filtrates ist sowohl von der Anziehung der Membran gegen das Wasser wie von ihrer relativen Anziehung gegen den gelösten Körper abhängig. Ist die letztere Anziehung ziemlich beträchtlich, aber nicht ganz so gross wie die Wasseranziehung der Membran, so wird dem zuerst in die Poren tretenden Salz Wasser entzogen werden, es bildet sich eine verhältnissmässig ruhende Wandschichte, und in der Mitte der Poren filtrirt eine etwas concentrirtere Salzlösung. Ist dagegen die Anziehung der Membran gegen das Wasser viel bedeutender als gegen den gelösten Körper so werden sich die Poren fast nur mit Wasser füllen, und es wird daher auch verhältnissmässig mehr Wasser als gelöste Substanz durch die Membran treten; ja mit Verengerung der Poren oder abnehmender Concentration der Flüssigkeit wird man sich einer Grenze nähern, wo die Membran bloss noch Wasser aufnimmt und daher reines Wasser filtriren lässt. Auch das Verhalten der Lösungsgemenge von Colloïden und Salzen erklärt sich aus dieser verschiedenen Anziehungskraft der Membran. Die letztere wird zunächst Wasser anziehen, dann Salz und am wenigsten Colloïd, dieses wird daher zurückbleiben, und eine verhältnissmässig concentrirtere Salzlösung wird sich an der ruhenden Wasserschichte der Poren vorbeibewegen.

Die Gesetze der Filtration durch organische Membranen sind hauptsächlich von Willibald Schmidt festgestellt worden, aus dessen Versuchsresultaten wir die oben entwickelten theoretischen Vorstellungen abgeleitet haben. Wir werden unten sehen, wie die Erscheinungen der Diffusion auf durchaus ähnliche Vorstellungen hinführen. Das Verhältniss von Druck und Filtrationsgeschwindigkeit entspricht nach Schmidt der Formel $Q = K(a + P)$, wo Q die in der Zeiteinheit filtrirte Quantität, P die Druckhöhe, K und a aber Constanten bedeuten *).

*) W. Schmidt, Pogg. Bd. 99 u. 114.

§. 21. Diffusion durch organische Membranen (Osmose).

Wenn durch eine organische Membran zwei Flüssigkeiten, welche beide die Fähigkeit besitzen, in sie zu imbibiren und sich mit einander zu mischen, von einander getrennt sind, so geschieht ein allmäliger Austausch der Flüssigkeiten durch die Membran hindurch. Dieser Austausch, welchen man als Osmose bezeichnet, dauert so lange, bis auf beiden Seiten die Flüssigkeiten gleichmässig gemischt sind. Es tritt also schliesslich das Nämliche ein, was auch erfolgt wäre, wenn man die Flüssigkeiten ohne Dazwischenkunft der Membran hätte diffundiren lassen. Trotzdem ist der Vorgang in beiden Fällen ein wesentlich verschiedener. Wenn man, wie in Fig. 5 A, zwei Flüssigkeiten am untern Ende einer U-förmigen Röhre sich unmittelbar berühren lässt, so geschieht der Austausch so, dass während des ganzen Processes das Niveau in m und n sich nicht ändert. Hieraus folgt, dass bei dem freien Austausch von Flüssigkeiten für jedes Theilchen der ersten Flüssigkeit, das in die zweite hinübertritt, ein gleich grosses Theilchen der zweiten Flüssigkeit in die erste tritt. Hat man dagegen, wie in Fig. 5 B, zwischen die Schenkel m und n der Röhre eine organische Membran oder eine andere poröse Scheidewand gebracht, so sinkt sehr bald in dem einen Schenkel m die Flüssigkeit, während sie in dem andern n um eben so viel steigt. Hieraus folgt, dass bei dem Austausch von Flüssigkeiten durch Membranen für jedes Theilchen, das aus der ersten in die zweite Flüssigkeit tritt, aus dieser ein ungleiches Quantum in die erste hinübergeht.

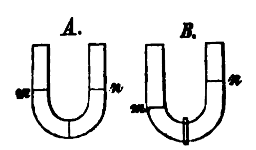


Fig. 5. Diffusion ohne Membran (A) und mit Membran (B).

1) Osmotisches Aequivalent. Der einfachste Fall der Osmose besteht in der Diffusion beliebig gewählter Flüssigkeiten mit reinem Wasser, durch dieselbe Membran und bei derselben Temperatur. Man bringt zu diesem Zweck die Flüssigkeit, deren Diffusion untersucht werden soll, in eine unten durch die Membran geschlossene Röhre r und hängt diese in ein Gefäss g, in welchem Wasser befindlich ist (Fig. 6). So lange nun die Concentration in r möglichst unverändert erhalten wird und zugleich in dem Wasser des Gefässes g keine erhebliche Menge des in r gelösten Körpers sich angesammelt hat, steht das Gewicht des Wassers, das von g nach r übergeht, zu dem Gewicht des gelösten Stoffes, das von r nach g dringt, in einem constanten Verhältniss. Meist beträgt bei Anwendung thierischer Membranen die Menge des ersetzenden Wassers ein Vielfaches, zuweilen aber auch einen Bruchtheil von der Menge des übergehenden gelösten Körpers. Dasjenige Gewicht Wasser, durch welches die Gewichtseinheit eines gelösten Körpers bei derselben Temperatur und derselben Membran ersetzt wird, nennt man das osmotische Aequivalent dieses Körpers.

Das osmotische Aequivalent ist abhängig von der chemischen Beschaffenheit eines Körpers und von der Concentration seiner Lösung. Bezeichnen wir die Diffusion als positiv, wenn mehr Wasser zur gelösten Substanz als von der letzteren zum Wasser übertritt, im umgekehrten Falle als negativ, so besitzen die Alkalien die stärkste positive, die Säuren die stärkste negative Osmose, während die Salze mit durchweg positiver in der Mitte stehen. Nach dem oben aufgestellten Begriff des osmotischen Aequivalentes wird dasselbe bei positiver Diffusion durch eine ganze Zahl, bei negativer durch eine Bruchzahl ausgedrückt. Mit der Concentration der Lösung wächst das osmotische Aequivalent bei den meisten Körpern mit positiver Osmose, während es bei solchen mit negativer abnimmt. Bei der Diffusion zwischen Kali und Wasser tritt also z. B. um so mehr Wasser zum Kali über, in je concentrirterer Lösung letzteres angewandt wird; bei der Diffusion zwischen Schwefelsäure und Wasser aber tritt um so mehr Säure zum Wasser über, je concentrirter die Säure genommen wird.

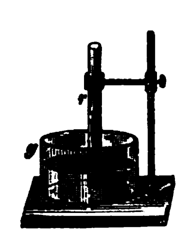


Fig. 6. Apparat für osmotische Versuche.

Die allgemeinen Erscheinungen der Osmose wurden zuerst von Dutrochet beobachtet, der für sie die Bezeichnung »Endosmose und Exosmose« einführte. Genauere quantitative Versuche wurden zuerst von Jolly ausgeführt, der den Begriff des osmotischen Aequivalentes aufstellte, welches er für eine von der Concentration der Lösung unabhängige Constante hielt. Dass diese Annahme unrichtig sei, zeigte Ludwig durch Versuche mit Salzlösungen.

Zu exacteren Untersuchungen über Osmose bedient man sich zweckmässig einer Vorrichtung, bei welcher das Entstehen von Druckverschiedenheiten auf beiden Seiten der porösen Scheidewand möglichst vermieden wird. Dies lässt sich in einfacher Weise dadurch erreichen, dass man nach Hoppe-Seyler die Diffusionsröhre r an den einen Wagebalken einer Wage befestigt, welche von vornherein so eingestellt ist, dass sich der Zeiger auf dem Nullpunkt befindet, wenn Gleichheit des Drucks besteht. Man äquilibrirt dann von Zeit zu Zeit im Verlauf des Versuchs durch Gewichte, die auf die Wagschale gelegt werden *).

Die ungefähre Grösse des osmotischen Aequivalentes verschiedener Körper ist aus folgenden Angaben zu entnehmen:

$NaCl = 4$, $SO_4Na_2 = 11$, $SO_4K_2 = 12$, $SO_4Mg = 11{,}5$, $SO_4Cu = 9{,}5$,
Alkohol $= 4{,}3$, Zucker $= 7{,}2$, $KHO = 200$, $SO_4H_2 = 0{,}3$ (Jolly).
SO_4Na_2 (wasserfrei) $= 5{,}48$, $SO_4Na_2 + 10\,H_2O$ (krystallisirt) $= 1{,}86$,
$PO_4Na_2 = 17{,}58$, $PO_4Na_2 + 12\,H_2O = 5{,}87$ (Hoffmann),
HCl in 4,6 proc. Lösung $= 1{,}5$, in 8,8 pr. L. $= 2{,}2$, in 14,9 pr. L. $= 2{,}6$, in 26,5 pr. L. $= 3$ (Eckhard).

*) Jolly, Zeitschr. f. rationelle Medicin Bd. 7. Ludwig ebend. Bd. 8. Hoppe-Seyler, physiologische Chemie, I, S. 159.

2) Diffusionsgeschwindigkeit. Die Geschwindigkeiten, mit welchen verschiedene Stoffe durch eine poröse Scheidewand diffundiren, sind von den osmotischen Aequivalenten unabhängig. Dagegen stehen sie in directer Beziehung zu der Löslichkeit der Körper und zu ihrer chemischen Zusammensetzung, indem mit der Löslichkeit die Diffusionsgeschwindigkeit zunimmt, und chemisch verwandte Körper sich in ihrer Diffusionsgeschwindigkeit nahe stehen. Ausserdem wächst die Geschwindigkeit mit dem Concentrationsunterschied der Lösungen. Bei der Diffusion zwischen Salzlösung und reinem Wasser nimmt die Geschwindigkeit, mit welcher die Salztheilchen zum Wasser dringen, annähernd der Concentration proportional, die Geschwindigkeit aber, mit welcher das Wasser zum Salz übergeht, in noch bedeutenderem Maasse zu. Je concentrirter daher die Lösung wird, um so mehr Wasser im Verhältniss zum übertretenden Salz geht in einer gegebenen Zeit durch die Membran. Endlich ist die Diffusionsgeschwindigkeit von der Temperatur abhängig, indem sie mit steigender Temperatur wächst.

Wir geben für die oben bezeichneten vier wichtigsten Beziehungen (zu Löslichkeit, chemischem Verhalten, Concentration und Temperatur) einige Versuchsbeispiele:

1) Ueber die Beziehung der Diffusionsgeschwindigkeit zur Löslichkeit der Stoffe hat Eckhard Versuche ausgeführt. Er fand z. B. bei der Vergleichung der Diffusion des phosphorsauren Natrons und des Kochsalzes, bei denen die Procentgehalte der gesättigten Lösungen sich wie 1 : 7,5 verhalten, folgende Verhältnisse der Diffusionsgeschwindigkeiten:

	für gesättigte Lösungen	bezogen auf gleichen Procentgehalt
PO_4Na_2H : HCl	1 : 21,4	1 : 3,49

2) Die Beziehung der Diffusionsgeschwindigkeit zum chemischen Verhalten erläutert die folgende von Schumacher nach seinen Versuchen entworfene Tabelle, in welcher eine Reihe von Stoffen nach ihrer zunehmenden Diffusionsgeschwindigkeit, diese auf gleichprocentige Lösungen bezogen, geordnet ist:

Säuren	Salze	
Salzsäure	Salpeters. Salze	Ammoniaksalze
Salpetersäure	Chlormetalle	Kalisalze
Schwefelsäure	Schwefels. Salze	Natronsalze
Oxalsäure	Oxals. Salze	Magnesiasalze
Essigsäure	Essigsaure Salze	Barytsalze
Phosphorsäure	Phosphors. Salze	Kalksalze
Kohlensäure	Kohlens. Salze	

Je grösser die Diffusionsgeschwindigkeit einer Säure für sich, um so grösser ist demnach in der Regel auch die Diffusionsgeschwindigkeit ihrer Verbindungen, und Salze mit verwandter Basis stehen sich in ihrer Diffusionsgeschwindigkeit am nächsten.

3) Die Abhängigkeit von der Concentration ergibt sich aus folgender Versuchsreihe Eckhard's über die Diffusion zwischen Kochsalzlösung und Wasser.

Verhältniss der Procentgehalte der Lösung	Relative Geschwindigkeit der Salzströme	Relative Geschwindigkeit der Wasserströme
1	1	1
1,5	1,6	1,8
1,8	2,0	2,2
2,4	3,2	4,4
3,0	4,2	6,0
5,7	6,7	14,3

Hiernach können wir uns das Verhältniss der Geschwindigkeiten des Salz- und Wasserstroms durch die Fig. 7 versinnlichen. Man trage auf einer Abscissenlinie a b die Procentgehalte 1, 2, 3 u. s. w. der diffundirenden Lösung auf. Man errichte in 1, 2, 3 nach aufwärts Senkrechte, welche jedesmal die in der Zeiteinheit übertretenden Salzmengen bedeuten, und man errichte nach abwärts Senkrechte, welche die gleichzeitig übertretenden Wassermengen darstellen. Verbindet man die Endpunkte von m, m_1, m_2, so erhält man, da die übertretenden Salzmengen (die Ordinaten) nahehin proportional den Procentgehalten (den Abscissen) wachsen, eine von der Geraden wenig abweichende Linie a c. Verbindet man dagegen die Endpunkte von n, n_1, n_2, so erhält man eine von der Abscissenlinie weggekrümmte Curve a d. Nun ist ersichtlich, dass die Verhältnisse von n, n_1, n_2 zu m, m_1, m_2, d. h. die osmotischen Aequivalente, mit der Concentration zunehmen. Sollten die Aequivalente constant bleiben, so müsste offenbar auch die Linie a d eine gerade sein, d. h. es müssten auch die übertretenden Wassermengen nur einfach proportional den Concentrationsgraden wachsen. Für Substanzen mit negativer Osmose ist die Untersuchung bis jetzt nicht ausgeführt. Da aber bei ihnen im Allgemeinen das osmotische Aequivalent mit steigender Concentration abnimmt, so ist zu erwarten, dass hier umgekehrt der Wasserstrom verhältnissmässig weniger zunehmen wird als der Strom des gelösten Körpers.

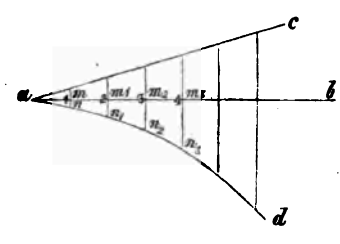


Fig. 7. Abhängigkeit der Salz- und Wasserströme vom Procentgehalt.

4) Abhängigkeit von der Temperatur, für Salzsäure (nach Graham).

Temperatur	Durchgetretene Säuremenge
15,5	1
26,6	1,35
37,7	1,77
48,8	2,18 *).

*) Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie Bd. 2. Schumacher Poggendorff's Ann. Bd. 110. Graham, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 121.

3) Diffusion zwischen Lösungen von verschiedener Concentration und Zusammensetzung. Lässt man verschieden concentrirte Lösungen eines und desselben Körpers gegen einander diffundiren, so nimmt die concentrirtere Lösung allmälig an Dichte ab und die verdünntere zu; zugleich tritt eine Volumveränderung ein, derjenigen ähnlich, die bei der Diffusion gegen reines Wasser eintreten würde, welche aber langsamer als diese erfolgt. Erhält man die Concentration der Lösungen auf beiden Seiten der Membran constant, so ist auch hier der Austausch ein constanter, und zwar ist das Verhältniss, in welchem das Salz durch Wasser ersetzt wird, annähernd das nämliche, als wenn die concentrirtere Lösung gegen reines Wasser diffundirt wäre: das osmotische Aequivalent bleibt also unter diesen Bedingungen nahezu ungeändert. Dagegen sinkt die Diffusionsgeschwindigkeit mit der Abnahme der Concentrationsdifferenz beider Lösungen.

Diffundiren Lösungen zweier Stoffe von verschiedener chemischer Zusammensetzung gegen einander, so geschieht der Austausch um so schneller, je grösser die chemische Anziehung der Stoffe ist. Säure zu Alkali diffundirt also schneller als Säure zu Säure oder als ein Salz zu einem andern Salze. Zugleich wird, je grösser die chemische Affinität ist, um so mehr der Diffusionsstrom zu einem einseitigen, indem nur noch der Körper mit negativer Osmose sich merklich durch die Membran bewegt. So dringt bei der Diffusion zwischen Säure und Alkali nur die Säure zum Alkali, aber kein Alkali zur Säure.

1) Lösungen von verschiedener Concentration. Bei der Diffusion verschieden concentrirter Glaubersalzlösungen gegen einander fand W. Schmidt die Geschwindigkeit des Austauschs nahezu dem Concentrationsunterschied proportional. Bei abnehmendem Werth der Concentrationsdifferenz stieg das osmotische Aequivalent zuerst langsam, dann aber immer schneller. Bei Kochsalzlösungen fand Eckhard in drei Versuchen:

Verhältniss der Concentration beider Lösungen	Verhältniss der Diffusionsgeschwindigkeit
1 : 1,87	1,9 : 1
1 : 2,14	2,1 : 1
1 : 3,0	3,6 : 1

Das osmotische Aequivalent schwankte gleichzeitig zwischen 3 und 3,6. Der absolute Salzgehalt der Lösungen zeigt sich insofern von Einfluss, als einer gleichen Differenz der Concentration eine grössere Diffusionsgeschwindigkeit entspricht, wenn der Procentgehalt der Lösungen ein höherer ist. Dabei nimmt die Diffusionsgeschwindigkeit des Wasserstroms etwas schneller zu als die des Salzstroms, so dass das osmotische Aequivalent nicht vollkommen constant bleibt, sondern mit der Zunahme des absoluten Procentgehalts sich etwas vergrössert.

2) Lösungen von verschiedener chemischer Zusammensetzung. Messende Versuche hierüber sind noch nicht angestellt. Wenn die gegen einander diffundirenden Stoffe sich chemisch zersetzen, so geschieht diese Zersetzung fast ausschliesslich auf der Seite derjenigen Lösung, welche die

geringste Durchgangsfähigkeit durch die Membran besitzt. Wenn man z. B. Oxalsäure und ein gelöstes Kalksalz gegen einander diffundiren lässt, so bildet sich nur auf der Seite des letztern ein Niederschlag von oxalsaurem Kalk.

3) Anhangsweise sei hier noch der bisher unvollständig untersuchten Diffusion von Lösungsgemengen gedacht. Wenn Lösungen, in welchen verschiedene Salze gleichzeitig gelöst sind, gegen Wasser oder andere Lösungen diffundiren, so wird das langsamer diffundirende Salz durch das rascher diffundirende in seiner Geschwindigkeit verlangsamt. Cloëtta erwies dies speciell für die Diffusion eines Lösungsgemenges von Glaubersalz und Kochsalz. Hierbei wird die an sich schon langsamere Geschwindigkeit des ersteren durch das beigemengte Kochsalz noch mehr gehemmt. Der Grund dieses Verhaltens liegt offenbar darin, dass die Membran von dem Glaubersalz weniger aufnimmt als von dem Kochsalz *).

4) Diffusion der Colloïde. Alle Colloïdsubstanzen sind dadurch ausgezeichnet, dass sie in ihren Lösungen nur sehr schwierig organische Membranen durchdringen. Da sie aber ihrerseits Wasser anziehen, so tritt beim Austausch mit Wasser ein stärkerer Wasserstrom durch die Membran: das osmotische Aequivalent dieser Körper ist also ein hohes, es scheint ungefähr zwischen dem Aequivalent der Alkalien und Salze in der Mitte zu stehen. Dagegen ist ihre Diffusionsgeschwindigkeit sehr gering, und zwar nicht bloss die Geschwindigkeit des Colloïdstroms, sondern auch diejenige des Wasserstroms, was wahrscheinlich darauf zurückgeführt werden muss, dass die Molecüle der Colloïde leicht die Poren der Membranen verstopfen. Das gelöste Albumin hat gegen Salzlösungen eine grössere osmotische Verwandtschaft als gegen reines Wasser, und der Diffusionsstrom des Eiweisses nimmt mit wachsender Concentration der Salzlösung ziemlich schnell zu. Erst sehr concentrirte Lösungen beschränken wieder die Diffusion, indem sie dem flüssigen Eiweiss bloss sein Wasser entziehen.

Lässt man Lösungsgemenge von Colloïden und diffusionsfähigeren Stoffen mit Wasser in Diffusion treten, so geht zunächst gar kein Colloïd durch die Membran. Wenn man z. B. ein Lösungsgemenge von Gummi und Zucker diffundiren lässt, so tritt nur Zucker, aber kein Gummi über. Man kann daher auf diesem Wege eine mechanische Trennung (Dialyse) des Lösungsgemenges bewirken. Diese Regel erleidet jedoch eine Ausnahme, wenn durch die Diffusion des dem Colloïd beigemengten Körpers auf der andern Seite der Membran eine Lösung entsteht, gegen welche das Colloïd eine grössere Verwandtschaft besitzt. So diffundirt aus einem Lösungsgemenge von Eiweiss und Salz anfänglich nur das letztere, zu der entstandenen Salzlösung kann aber dann auch Eiweiss übertreten.

Von allen Colloïdkörpern zeigt das Gummi die geringste Diffusion; etwas besser diffundiren Pektin- und Leimlösung (Graham, Eckhard). Von den eigentlichen Albuminkörpern unterscheiden sich auch hier wieder die Peptone

*) W. Schmidt, Pogg. Ann. Bd. 102. Cloëtta, Diffusionsversuche, Zürich 1851.

durch ihre grössere Diffusionsfähigkeit (Funke). Aehnlich den Colloïden verhalten sich Hämatin und Gallenfarbstoffe (Botkin). Der Dialyse bedient man sich nach Graham's Vorgang vielfach zum Zweck der chemischen Reindarstellung der Colloïdkörper *).

5) Elektrische Diffusion. Jeder galvanische Strom strebt die Theilchen einer Flüssigkeit, die er durchsetzt, von einem Pol nach dem andern zu bewegen. Diese bewegende Wirkung des Stroms, die unabhängig neben dessen zersetzender Wirkung einhergeht, erstreckt sich nicht nur auf die gelöste Substanz, sondern auch auf das Lösungsmittel und sogar auf die in letzterem etwa suspendirten unlöslichen Theilchen. Befindet sich nun eine poröse Scheidewand in der Mitte der Flüssigkeit, so nimmt auf der Seite des negativen Pols die Flüssigkeitsmenge zu, auf der Seite des positiven Pols ab. Die Hauptmasse der Flüssigkeit wird also in der Richtung des positiven Stromes bewegt. Die übergeführte Flüssigkeitsmenge ist um so grösser, je kleiner das Leitungsvermögen derselben, und je grösser die Intensität des galvanischen Stroms ist, sie zeigt sich aber unabhängig von der Oberfläche und Dicke der porösen Wand. Auf die einzelnen Bestandtheile einer Lösung oder eines Lösungsgemenges übt dabei, je nach ihrer chemischen Natur, der Strom eine verschiedene Wirkung aus. Alkalien und Salze werden nämlich mit dem Wasser von der positiven nach der negativen, Säuren von der negativen nach der positiven Elektrode bewegt.

Befindet sich daher eine Membran zwischen zwei differenten diffusionsfähigen Flüssigkeiten, welche ein galvanischer Strom durchsetzt, so kann die Diffusion je nach der Richtung des Stroms entweder in der Richtung, in welcher sie ohnehin stattfände, bedeutend begünstigt oder gestört, selbst in die entgegengesetzte Richtung umgekehrt werden. Wenn z. B. Wasser gegen Salzlösung diffundirt und der Strom in der Richtung vom Wasser zum Salz die Flüssigkeiten durchfliesst, so geht weit mehr Wasser zur Salzlösung über als ohne den Strom. Durchfliesst aber der Strom die Flüssigkeiten in der Richtung vom Salz zum Wasser, so geht umgekehrt mehr Salz zum Wasser über, ja es kann hier sogar die Osmose sich umkehren, d. h. es kann die Flüssigkeitsmenge auf der Seite des Salzes ab- und auf der Seite des Wassers zunehmen. Das osmotische Aequivalent der Körper in Bezug auf Wasser wird also vergrössert, wenn der positive Strom vom Wasser zur Lösung geht, und es wird verkleinert im umgekehrten Fall.

Das lösliche Eiweiss verhält sich bei der elektrischen Diffusion wie eine schwache Säure. Wird es der Diffusion gegen Wasser ausgesetzt, und fliesst ein positiver Strom vom Eiweiss zum Wasser, so treten die in der

---

*) Graham, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 121. Hoppe, Virchow's Archiv Bd. 9. v. Wittich, Müller's Archiv 1856. Eckhard, Beiträge Bd. 3. Funke, Virchow's Archiv Bd. 13. Botkin, ebend. Bd. 20.

Eiweisslösung vorhandenen Salze zum Wasser über, das Eiweiss aber bleibt am positiven Pol zurück; geht dagegen der Strom vom Wasser zur Eiweisslösung, so tritt das Wasser zu dieser, gleichzeitig aber Eiweiss zum Wasser über und lagert sich hier am positiven Pol als fester Niederschlag ab. Das Eiweiss bewegt sich also wie die Säuren vom negativen zum positiven Pol.

Die Gerinnung des Eiweisses ist hierbei dadurch verursacht, dass es durch die elektrische Diffusion von dem freien Alkali und den Salzen, die seine Löslichkeit begünstigen, getrennt wird. Das in Säuren gelöste Acidalbumin verhält sich umgekehrt wie das gewöhnliche Eiweiss. Es scheint die Rolle eines schwachen Alkali zu spielen, indem es sich am negativen Pole ausscheidet. Ob eine Eiweissdiffusion unter dem Einfluss galvanischer Ströme auch im Organismus sich findet, ist bis jetzt nicht zu bestimmen. Doch würde durch ihre Annahme die Secretion salzhaltiger Flüssigkeiten aus dem Blute, während in diesem die Albuminate zurückbleiben, sich erklären lassen *).

6) Einfluss der Membran auf die Diffusion. Getrocknete Membranen zeigen allgemein ein höheres osmotisches Aequivalent als die gleichen Membranen im frischen oder aufgeweichten Zustand, indem die Durchgangsfähigkeit der Membranen für Wasser in Folge der Quellung eine kleine Abnahme erleidet, während sie für Salze zunimmt. Desshalb zeigt sogar eine und dieselbe Membran kein unveränderliches Aequivalent, und für verschiedene Membranen kann dasselbe sehr verschieden sein. Poröse Scheidewände, welche nicht wie die organischen Membranen quellungsfähig sind, z. B. Thonwände, verändern ihr Aequivalent nicht. Dadurch werden dieselben zur Feststellung des Einflusses der Enge und Weite der Poren geeigneter als die organischen Membranen.

Selbstverständlich ist eine gewisse Enge der Poren erforderlich, damit überhaupt Osmose und nicht blosse Mischung eintrete. Mit zunehmender Porenenge wächst dann das osmotische Aequivalent bei den Körpern mit positiver Osmose und sinkt bei jenen mit negativer. Endlich aber wird eine Grenze erreicht, wo keine Osmose mehr stattfindet, wo nämlich die Poren so eng geworden sind, dass die Scheidewand für den Durchtritt der Flüssigkeiten impermeabel ist. Einen ähnlichen Einfluss wie die Porenenge hat die Dicke der porösen Scheidewand, indem mit Zunahme derselben das Aequivalent sich im selben Sinne verändert.

Die Vergleichung organischer Membranen von verschiedener Beschaffenheit macht es unzweifelhaft, dass die Enge und Länge der Poren hier vom selben Einflusse ist, wie bei Thonscheidewänden. Es ist desshalb wahrscheinlich, dass auch die Veränderungen der Diffusion, die man in Folge des Trocknens der Membran, erhöhten Drucks u. s. w. beobachtet, zum grossen Theil auf Veränderungen der Porenenge zurückzuführen sind. Wollte man daher den Einfluss ermitteln, den die Substanz der Membranen vermöge ihrer sonstigen physikalischen und chemischen Beschaffenheit auf die Diffusion ausübt, so müsste man

*) Wiedemann, Lehre vom Galvanismus, 2. Aufl. Bd. 1. v. Wittich, Journal für prakt. Chemie, Bd. 73.

die verschiedenen Membranen bei gleicher Enge und Länge ihrer Poren mit einander vergleichen können, eine Aufgabe, an deren Lösung nicht zu denken ist. Bis jetzt sind in dieser Beziehung nur die rohesten Unterschiede festgestellt. Poröse Thonwände und die meisten organischen, namentlich alle thierischen Membranen lassen, wenn man Wasser mit Weingeist diffundiren lässt, das Wasser in überwiegender Menge zum Weingeist gehen. Eine Kautschukhaut dagegen oder eine Collodiummembran lässt den Weingeist in grösserer Menge zum Wasser gehen. Diese Eigenschaft hängt unmittelbar mit der Imbibitionsfähigkeit der Membranen zusammen. Alle jene Membranen, welche den Durchgang des Wassers zum Weingeist begünstigen, quellen auch im Wasser leichter, während diejenigen, die den Durchgang des Weingeistes begünstigen, den Weingeist mit grösserer Energie imbibiren. In Folge der Quellung einer getrockneten Membran in Wasser nimmt, wie Eckhard und Adrian durch Versuche bestätigten, die Grösse des Wasserstromes allmälig ab, während die des Salzstromes in geringem Grad wächst. Zu den feinsten Membranen gehören diejenigen, welche unter geeigneten Bedingungen durch die Begegnung zweier Stoffe entstehen, die mit einander durch chemische Wechselwirkung einen Niederschlag bilden; auch sind solche Niederschlagsmembranen vielleicht der pflanzlichen und thierischen Zellmembran in ihrem jugendlichen Zustande am meisten analog. In einer für osmotische Versuche geeigneten Form stellte W. Pfeffer derartige Membranen dar, indem er Thonzellen längere Zeit in eine Kupfervitriollösung stellte und mit verdünnter Ferrocyankaliumlösung füllte. Das entstehende Ferrocyankupfer lagert sich, wenn der Versuch unter geeigneten Vorsichtsmassregeln ausgeführt wird, in Gestalt einer Membran auf der Innenfläche der Thonzelle ab. Bei der Diffusion durch Niederschlagsmembranen wirken nun offenbar die von den Membrantheilchen ausgehenden Molecularkräfte wegen der ausserordentlich engen Poren viel stärker auf den Austausch ein, als bei andern porösen Scheidewänden. Colloïde diffundiren durch solche Membranen gar nicht, und bei der Osmose von Salzen kann der Wasserstrom den Salzstrom bedeutend überwiegen, so dass beträchtliche Druckdifferenzen auf beiden Seiten der Membran entstehen.

Von dem Einfluss der Porenweite der Membranen auf das osmotische Aequivalent gibt die folgende nach den Versuchen von Harzer entworfene Tabelle eine Vorstellung:

	Rinderblase.	Schweinsblase.	Rinderpericardium.	Collodiummembran.
$NaCl$	6,460	4,335	4,000	10,200
KCl	5,601	—	3,891	13,632
Na_2SO_4	18,754	12,281	8,915	6,097
K_2SO_4	13,908	11,700	8,181	4,147

Von den hier angewandten Membranen ist die Collodiumhaut die dichteste, die Rinder- und Schweinsblase sind am wenigsten dicht, das Pericardium steht in der Mitte. An Affinität zum Wasser werden die schwefelsauren Salze der Alkalien von den Chlorsalzen übertroffen. Man ersieht dem entsprechend, dass bei der Diffusion der schwefelsauren Salze durch die Collodiumhaut das Maximum des Aequivalentes schon überschritten ist, während es bei den Chlorsalzen hier vielleicht noch nicht erreicht wird *).

*) Adrian in Eckhard's Beitr. Bd. 2. Harzer, Arch. für physiolog. Heilk. 1856. W. Pfeffer, osmotische Untersuchungen, 1877. Fick, Poggendorff's Annalen Bd. 94 u. Moleschott's Untersuchungen, Bd. 3.

Theorie der Osmose. Die Haupterscheinungen der Osmose lassen sich aus ihrem Zusammenhang mit der Imbibitionsfähigkeit der Membranen erklären. Wenn eine Membran Neigung hat Wasser zu imbibiren, so beweist dies, dass ihre Substanz eine gewisse Anziehungskraft gegen das Wasser ausübt. Jede imbibitionsfähige Membran quillt desshalb auch in Wasser mehr auf als in einer Salzlösung. Bringt man nun eine Membran auf ihrer einen Seite mit Wasser, auf ihrer andern mit Salzlösung in Berührung, so wird die Membran zwar von beiden in sich aufnehmen, doch von dem Wasser mehr als von der Salzlösung. In jeder Pore wird also, da die Substanz der Membran vorwiegend das Wasser anzieht, diejenige Flüssigkeitsschichte, welche unmittelbar der Porenwandung anliegt, weniger Salz enthalten. Es werden die von beiden Seiten eindringenden Flüssigkeiten sich in der Weise vertheilen, wie es in Fig. 8 angedeutet ist. Befindet sich auf der Seite A Wasser, auf der Seite B Salzlösung, so werden sich in der centralen Schicht C beide vielleicht annähernd gleichförmig mischen. An der Wand w aber wird sich fast reines Wasser befinden. Der Grund dafür, dass die beiden Flüssigkeiten nicht in dieser Anordnung ruhend innerhalb der Pore verbleiben, liegt nun in der Anziehung, welche sie beide auf einander ausüben, und die Geschwindigkeit, mit welcher der Austausch durch die Pore geschieht, ist daher auch um so grösser, je grösser jene Anziehung. Der Austausch kann aber eben wegen der eigenthümlichen Anordnung, in welcher sich die Flüssigkeiten durch die Pore bewegen müssen, nicht in der Weise erfolgen, wie bei der freien Diffusion ohne Dazwischenkunft einer Membran, d. h. es kann nicht für jedes Theilchen Wasser, das nach oben tritt, ein gleich grosses Theilchen Salzlösung nach unten treten. Annähernd ist dies nur in der centralen Schichte C verwirklicht; in dieser findet eine ziemlich gleichmässige Bewegung des Salzes nach unten und des Wassers nach oben statt. In der Wandschichte w aber wiegt, weil sie fast nur Wasser führt, auch die Bewegung nach oben vor. Die Osmose, die das Gesammtresultat dieser Vorgänge darstellt, zeigt also während des Austausches eine Volumzunahme bei B und eine Volumabnahme bei A. Uebrigens muss zugleich die mittlere Geschwindigkeit, mit welcher die Bewegung der Wandschichte erfolgt, eine langsamere sein, denn die der Wand nächsten Flüssigkeitstheilchen werden so stark von ihr angezogen, dass sie ruhend adhäriren, und die von ihr entfernteren bewegen sich erst, wenn die Attraction des Salzes über die Attraction der Wand zu überwiegen beginnt.

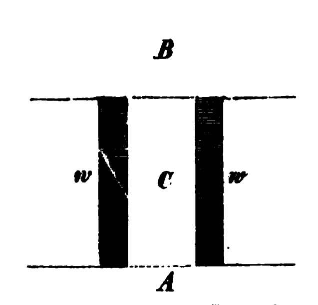


Fig. 8. Anordnung der Flüssigkeitsschichten in einer Membranpore.

Aus der Anziehung, welche die Substanz der meisten organischen Membranen gegen Wasser ausübt, erklärt es sich, dass in den meisten Fällen, wenn ein Salz gegen Wasser diffundirt, mit steigender Concentration der Salzlösung das osmotische Aequivalent wächst, denn es muss hierbei das Missverhältniss zwischen der gegen das Wasser und die Salzlösung ausgeübten Anziehung immer grösser werden. Das hierdurch bedingte Wachsen des osmotischen Aequivalentes mit steigender Concentration zeigt sich jedoch nur bei denjenigen Salzen, deren Lösungen ebenfalls leicht von der Membran imbibirt werden, z. B. beim Koch-

salz. Solche Salze, deren Lösungen nicht leicht imbibirt werden, und die daher im Allgemeinen ein höheres Aequivalent besitzen, wie das Glaubersalz, zeigen das entgegengesetzte Verhalten: ihr osmotisches Aequivalent steigt mit abnehmender Concentration. Hieraus müssen wir schliessen, dass nicht blos die Anziehung der Membran gegen das Wasser, sondern auch ihre Anziehung gegen das Salz das osmotische Aequivalent wesentlich mitbestimmt, so dass, wenn die Anziehung der Membran gegen das Wasser sehr viel grösser wird als ihre Anziehung gegen das Salz, sie dem Salzstrom Wassertheilchen entzieht und dieselben zurückhält; dies wird dann um so mehr eintreten, je concentrirter die Salzlösung ist. Auf die langsame Bewegung der Wandschichte muss es auch offenbar bezogen werden, dass eine Grenze existirt, von der an bei weiterer Verengerung der Poren das Aequivalent, d. h. die Grösse des Wasserstroms, wieder abnimmt: bei einem bestimmten, für jedes Salz aber andern Durchmesser der Pore wird die Wasseranziehung der Wandung noch auf den centralen Flüssigkeitsfaden einwirken und dadurch die Geschwindigkeit des Wasserstroms verlangsamen, während die Geschwindigkeit des Salzstroms dieselbe bleibt. Auf dasselbe Moment ist ferner der Einfluss der Temperatur zurückzuführen: die Erhöhung der Temperatur lässt die Bewegung beider Diffusionsströme zunehmen, sie wirkt aber auf den Wasserstrom in höherem Grade beschleunigend als auf den Salzstrom, indem sie die Adhäsion des Wassers zur Porenwandung verringert.

Wir haben somit die osmotischen Erscheinungen im Ganzen auf folgende Ursachen zurückgeführt: 1) auf die Anziehungskraft, welche die beiden Flüssigkeiten auf einander ausüben, 2) auf die relative Anziehungskraft, welche die Substanz der Membran gegen beide diffundirende Flüssigkeiten ausübt, und wodurch theils die Anordnung der Flüssigkeiten, theils die Geschwindigkeit der einzelnen Flüssigkeitsschichten innerhalb der Pore bestimmt wird, 3) auf die Enge der Poren, durch welche die Flüssigkeiten diffundiren, und 4) auf die Ueberwindung der Adhäsion an der Porenwandung in Folge erhöhter Temperatur. — Aus der Anziehung der Porenwandungen gegen das Wasser hat zuerst Brücke die Diffusionserscheinungen abgeleitet. Wir haben versucht auf der Grundlage dieser durch die Quellungs- und Filtrationserscheinungen unterstützten Annahme die einzelnen seither bekannt gewordenen Erfahrungen zu erklären *).

7) Gasdiffusion durch organische Membranen. Nach dem Graham'schen Diffusionsgesetze strömen Gase durch eine poröse Scheidewand in das Vacuum oder in einen von einem andern Gase erfüllten Raum mit Geschwindigkeiten, die annähernd den Quadratwurzeln aus ihren Dichtigkeiten umgekehrt proportional sind. Dieses Gesetz hat aber nach Graham für Scheidewände organischen Ursprungs, welche die Eigenschaften der Colloïde besitzen, keine Gültigkeit, sondern die Geschwindigkeit der Diffusion durch solche Scheidewände ist ausserdem von dem Absorptionscoëfficienten der Colloïdsubstanz gegen das betreffende Gas abhängig. Die stärker absorbirbaren Gase (wie CO_2) diffundiren daher rascher als die weniger absorbirbaren (H, N).

Wenn eine Flüssigkeit, z. B. der flüssige Inhalt der Zellen, durch

*) Brücke, Pogg. Ann. Bd. 58.

eine organische Membran mit umgebenden Gasen in Diffusion tritt, so folgt der Austausch lediglich den Gesetzen der Absorption. Das Gas wird von der feuchten Membran absorbirt und dann an die von der Membran umschlossene Flüssigkeit abgegeben. Enthält diese selbst schon ein Gas absorbirt, so wird ein Theil des letzteren ausgeschieden und dafür ein Theil des umgebenden Gases aufgenommen. Die quantitativen Verhältnisse dieser Abgabe und Aufnahme richten sich theils nach den Absorptionscoëfficienten der Gase, theils nach dem in der Flüssigkeit einerseits, in der umgebenden Atmosphäre anderseits bestehenden Gasdruck. Gase mit grösseren Absorptionscoëfficienten, wie Ammoniak oder Kohlensäure, werden daher von den feuchten Geweben in grösserer Menge aufgenommen als Sauerstoff oder gar Stickstoff und Wasserstoff. Mit steigender Temperatur verringert sich das Absorptionsvermögen, ebenso mit abnehmendem Gasdruck. Nun üben aber, da verschiedene Gase in einander wie in den luftleeren Raum diffundiren, nur die Theilchen eines und desselben Gases einen Druck auf einander aus. Die Absorption ist also ausser von der specifischen Anziehung, welche die Flüssigkeit auf das Gas ausübt, von der Menge abhängig, in welcher sich das Gas in der äusseren Atmosphäre befindet: je grösser diese ist, um so höher wird der Gasdruck, um so mehr Gas absorbirt also die Flüssigkeit. Die Gasabsorption hört auf, sobald Gleichgewicht der Gasspannung in der Flüssigkeit und ausserhalb derselben eingetreten ist. Nimmt aus irgend einer Ursache der äussere Gasdruck ab und der Gasdruck innerhalb der Flüssigkeit zu, so muss nun ein umgekehrter Gasstrom, aus der Flüssigkeit in die umgebende Atmosphäre, eintreten, so lange bis wieder Gleichgewicht stattfindet.

Unter dem Absorptionscoëfficienten versteht man dasjenige Volum Gas, welches 1 Volum Wasser bei 0° und 760 Mm. Gasdruck aufnimmt. Die Absorptionscoëfficienten der wichtigeren für den Organismus in Betracht kommenden Gase sind folgende:

Stickstoff	= 0,01478	Kohlensäure	= 1,0020
Wasserstoff	= 0,01931	Schwefelwasserstoff	= 3,2326
Sauerstoff	= 0,02989	Ammoniak	= 727,2.

Für die Diffusion der Gase in den luftleeren Raum fand Graham folgende Zahlen:

	Diffusionszeit für gleiche Gasmengen durch eine Graphitplatte	Diffusionszeit für gleiche Gasmengen durch eine Colloïdmembran (Kautschuk)	Verhältniss der Quadratwurzeln der Dichte
Ɵ	1	1	1
$ȻƟ_2$	1,1866	0,1879	1,1760
H	0,2472	0,4436	0,2502.

Die Geschwindigkeiten der Diffusion durch die Kautschukmembran standen für diese und einige andere Gase in folgendem Verhältniss:

N	ȻƟ	Luft	$ȻH_4$	Ɵ	H	$ȻƟ_2$ *)
1	1,11	1,15	2,15	2,56	5,5	13,58.

*) Graham, Poggend. Ann. Bd. 120 u. 129.

B. Der chemische Stoffwechsel der Zelle.

§. 22. Allgemeine Erscheinungen des Stoffwechsels der Elementarorganismen.

Alle Elementarorganismen nehmen aus ihrer Umgebung Nahrungsstoffe auf und wandeln dieselben in eine ihrer Leibesmasse homogene Substanz um. Durch die unmittelbare Beobachtung lässt sich dieser Vorgang an jenen Elementarorganismen verfolgen, welche zugleich selbständige Wesen darstellen (Fig. 1 S. 12). Die Protoplasmafäden dieser Wesen verzehren nicht selten andere niedere Organismen (Algen, Infusorien) oder dringen in die Zellen zusammengesetzter Pflanzen ein und verzehren deren Inhalt. Auf ähnliche Weise entnehmen manche Elementartheile der höheren Thiere, z. B. die farblosen Blutzellen, körperliche Theile, wie Fettkörnchen, farbige Blutkörper, Farbstoffkörner u. a. ihrer Umgebung. Der Stoffwechsel der eigentlichen Zellen entzieht sich mehr unserer unmittelbaren Beobachtung, weil die Zellmembran, namentlich die Cellulosehaut, bloss die Aufsaugung und Ausscheidung flüssiger Stoffe ermöglicht. In solchen Fällen lässt sich dann nur noch aus den chemischen Umsetzungen, welche die Zellen in ihrer Umgebung hervorbringen, auf den Stoffwechsel derselben zurückschliessen.

Nach der Natur der chemischen Vorgänge lassen sich die Stoffwechselerscheinungen der Elementarorganismen in folgende Processe unterscheiden, die übrigens sehr häufig neben einander vorkommen:

1) Oxydationen. Sie sind jedenfalls die verbreitetsten Lebensvorgänge. Der grösste Theil der Excrete des Pflanzen- und Thierleibes besteht aus Oxydationsprodukten, von denen die verbreitetsten, CO_2 und H_2O, nicht mehr weiter oxydirt werden, während andere, wie namentlich die sämmtlichen stickstoffhaltigen Excretionsstoffe des Thierkörpers ausser dem Harnstoff, noch eine weitere Oxydation erfahren müssen, bis sie in die letzten Oxydationsproducte organischer Stoffe, Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und Schwefelsäure (neben geringen Mengen von Phosphorsäure) zerfallen. Alle Oxydationen in Elementarorganismen tragen den Charakter langsamer Verbrennungen an sich, und sie scheinen stets nach einer meist unter Wasseraufnahme geschehenden Spaltung der zusammengesetzteren organischen Stoffe in einfachere zu erfolgen. Bei dieser Spaltung pflegen organische Stoffe wirksam zu sein, welche, selbst als Producte des Zellenstoffwechsels auftretend, die Eigenschaft besitzen in ihrer Umgebung Spaltungsvorgänge einzuleiten, die Fermente oder Gährungserreger. Die Oxydationsvorgänge sind daher überhaupt innig verbunden mit den unter 4 zu betrachtenden Spaltungs- und Gährungsprocessen.

2) Reductionen. Vielfach sind in Organismen, wie ausserhalb derselben, die Oxydations- mit Reductionsprocessen verbunden. So können aus schwefelsauren Salzen S-Verbindungen, aus salpetersauren Salzen NH_3- und NH_3-Verbindungen entstehen, während der dabei gebildete Θ gleichzeitig den Kohlenstoff organischer Bestandtheile zu $C\Theta_2$ oxydirt. Der einzige Reductionsvorgang, der, so viel bekannt ist, ohne einen gleichzeitigen Oxydationsprocess verläuft, ist die unter Sauerstoffausscheidung geschehende Bildung organischer Stoffe in den grünen Pflanzentheilen.

3) Wasserentziehung und Wasseraufnahme. Manche Stoffe, welche den thierischen Organismus durchwandern, erfahren eine Umwandlung, welche auf Wasserentziehung hinweist. So erscheint die in der Nahrung aufgenommene Benzoësäure im Harn als Hippursäure, in welcher sich die Benzoësäure mit einem andern Bestandtheil des Organismus, dem Glycin, unter Wasseraustritt verbunden hat:

$$C_9H_9N\Theta_3 = (C_7H_6\Theta_2 + C_2H_5N\Theta_2) - H_2\Theta.$$

Hippursäure. Benzoësäure. Glycin.

Ausserdem können aber nicht nur zahlreiche stickstofffreie Zellenbestandtheile, wie Cellulose, Amidon, Glykogen, Rohrzucker, die Fette, sondern auch der verbreitetste stickstoffhaltige Excretionsstoff, der Harnstoff, leicht auf künstlichem Wege, z. B. durch Kochen mit verdünnten Säuren oder durch Fermente, unter Wasseraufnahme zersetzt werden. Man betrachtet sie daher als Anhydride, und die Annahme liegt nahe, dass sie auch physiologisch unter Abspaltung von Wasser entstanden sind. Ebenso kommt jedoch der umgekehrte Process, die Wasseraufnahme, nicht selten vor. Namentlich pflegt dieselbe mit allen jenen Zersetzungen, bei denen zusammengesetztere organische Molecüle sich in mehrere einfachere spalten, verbunden zu sein. Gleich der Oxydation ist daher die Wasseraufnahme eine gewöhnliche Begleiterin der letzten Classe von Stoffwechselvorgängen,

4) der Spaltungen. Sie sind, so viel bekannt, stets veranlasst durch die Gegenwart bestimmter organischer Stoffe, welche man als Fermente bezeichnet. Die Spaltungsvorgänge fallen daher mit den Gährungserscheinungen zusammen. Diese letzteren sind ihrer chemischen Natur nach nichts anderes als Spaltungen complexer Molecüle in einfachere, welche durch die chemische Wirksamkeit dritter Stoffe, der Fermente, bewirkt werden, wobei die letzteren selbst während einer längeren Zeit keine merkliche Veränderung in ihrer Zusammensetzung zeigen. So kann z. B. die Hefe grosse Mengen von Zucker in Alkohol und Kohlensäure spalten, ohne dass sie selbst nothwendig in nennenswerthem Maasse verändert wird. Daraus, dass das Ferment, nachdem es eine grössere Menge von Gährungsmaterial zersetzt hat, in seiner Zusammensetzung unverändert geblieben ist, darf man nun aber nicht schliessen, dasselbe sei an der chemischen Zersetzung, die es in seiner Umgebung hervorbringt, selber nicht direct betheiligt. Ein höherer Organismus, z. B. der Mensch, kann ebenfalls nach einer längeren Zeit in seiner Zusammensetzung ungeändert

erscheinen, obgleich er in Folge seines Ernährungsprocesses grosse Mengen organischer Substanzen zersetzt hat. In der That liegt bei allen Gährungen, welche durch organisirte Fermente bedingt sind, der ähnliche Fall vor: sie sind Stoffwechselerscheinungen niederer Organismen, und zwar entstehen solche Gährungen stets durch Elementarorganismen mit ungefärbtem (chlorophyllfreiem) Protoplasma, die meisten durch Pilze, manche durch Wesen von ungewisser systematischer Stellung (Schizomyceten, Bakterien, Vibrionen), die theilweise vermuthlich als Sporenzustände anderer niederer Organismen, namentlich wieder von Pilzen, angesehen werden müssen. Die meisten Gährungen, die ausserhalb der höheren Organismen vor sich gehen, scheinen durch solche Elementarorganismen verursacht zu sein. Dagegen erzeugt die Pflanzen- und Thierzelle gewisse Stoffe (die S. 52 besprochenen Fermente), deren Wirkungen sich den Stoffwechseläusserungen der Fermentorganismen in chemischer Beziehung vollkommen ähnlich verhalten. Man unterscheidet daher auch geformte (organisirte) und ungeformte Fermente (Enzyme). Die Gährungen, welche durch die ersteren veranlasst sind, unterscheiden sich hauptsächlich nur dadurch, dass sich unter günstigen Bedingungen in Folge der Fortpflanzung der Fermentorganismen das Ferment vermehrt. Alle diese Gährungen haben desshalb auch die Fähigkeit sich weit über ihre Urprungsstätten auszubreiten. Wir haben aber keinen Grund, beide Arten der Gährung als wesentlich verschiedene Processe aufzufassen. Die Fermentorganismen bewirken ohne Zweifel nur dadurch Spaltungen, dass aus ihrem Protoplasma Stoffe sich bilden, welche die chemischen Eigenschaften der Fermente besitzen. Vom chemischen Gesichtspunkt aus zerfallen alle Fermente in zwei Classen: in Spaltungsfermente, welche das Gährungssubstrat in einfachere Verbindungen zerlegen (gewöhnliche Gährung und Fäulniss), und in Oxydationsfermente, welche das Gährungssubstrat zerlegen, indem sie es gleichzeitig oxydiren (Verwesung). Die Spaltung ohne Oxydation kann entweder unter Wasseraufnahme erfolgen (Zucker- und Fettfermente), oder es kann eine bloss innere Umlagerung der Atome stattfinden, indem der Sauerstoff vom Wasserstoff, an den er gebunden war, an Kohlenstoffatome übertragen wird (Milchsäure- und Alkoholgährung, Fäulnissprocesse).

Bei denjenigen Gährungserscheinungen, welche durch Elementarorganismen angeregt werden, sind naturgemäss immer zwei Vorgänge zu unterscheiden, von denen nur der zweite den eigentlichen Process der Gährung bildet: nämlich die Stoffaufnahme und die daraus hervorgehende Neubildung des Protoplasmas und der übrigen Bestandtheile des Elementarorganismus, und die Wirkung der Fermentorganismen auf ihre Nährflüssigkeit, welche muthmasslich auf der Ausscheidung von Fermentstoffen beruht.

1) Stoffaufnahme. Alle Fermentorganismen brauchen zur Neubildung ihrer Bestandtheile gewisse Stoffe, bei deren Mangel sie nach kürzerer oder längerer Zeit absterben. Diese Stoffe sind: a) Stickstofffreie organische

Verbindungen, welche ihnen in der Form löslicher Kohlehydrate (vorzugsweise Zuckerarten) geboten werden müssen, und welche niemals durch einfachere, s. g. binäre Verbindungen des Kohlenstoffs und Wasserstoffs (Kohlensäure, Wasser und Kohlenwasserstoffe) ersetzt werden können. b) Stickstoffhaltige Körper, und zwar entweder Albuminate und Albuminoïde, unter denen besonders die löslicheren (Peptone, pflanzliche und thierische Fermente) zur Ernährung der Fermentorganismen sich eignen, oder aber Ammoniakverbindungen, namentlich saure Ammoniaksalze; einige (die Schimmelpilze) können statt dieser auch salpetersaure Salze verwenden. c) Unverbrennliche Stoffe, von denen phosphorsaures Kali, phosphorsaurer Kalk und schwefelsaure Magnesia die unentbehrlichsten sind. Aus den Kohlehydraten, welche in einzelnen Fällen auch durch gewisse organische Säuren, z. B. Traubensäure, vertretbar zu sein scheinen, erzeugt der Elementarorganismus seine stickstofffreien organischen Bestandtheile, Cellulose und Fett, aus ihnen und Ammoniak (oder Salpetersäure) bildet er das Eiweiss seines Protoplasmas. In solchen Fällen, wo ihm eiweisshaltige Nahrung geboten wird, ergänzt er direct aus dieser seine eigenen Eiweisssubstanzen. Der Aschenbestandtheile bedarf das lebende Ferment wie jeder Organismus. Die Unentbehrlichkeit der schwefelsauren Salze namentlich in solchen Gährungsgemischen, welche statt der Eiweissstoffe unorganische Stickstoffverbindungen enthalten, macht es wahrscheinlich, dass die Fermente aus ihnen den Schwefel ihrer Eiweissverbindungen beziehen. Das farblose Protoplasma besitzt somit nicht die Fähigkeit, aus Kohlensäure und Wasser stickstofffreie organische Körper zusammenzusetzen, dagegen vermag es durch die Synthese ihm fertig gebotener Kohlehydrate mit Ammoniak (oder mit Salpetersäure) Eiweiss zu erzeugen.

Alle Gährungsorganismen verbrauchen bei ihrem Stoffwechsel Sauerstoff. Doch ist das Maass ihres Sauerstoffbedarfs ein sehr verschiedenes. Den einen genügt der Sauerstoff, welchen sie in ihrer Nährflüssigkeit vorfinden. Die von ihnen eingeleiteten Stoffzersetzungen, bei welchen die Oxydationsvorgänge zurücktreten, werden als eigentliche Gährungen oder, falls Eiweiss und andere sehr zersetzbare stickstoffhaltige Körper in grösserer Menge in der Nährflüssigkeit vorhanden sind, als Fäulnissvorgänge bezeichnet. Andere Fermentorganismen verzehren dagegen bedeutende Mengen atmosphärischen Sauerstoffs: die von ihnen bewirkte Zersetzung, welche immer mit schneller Oxydation des Nährmaterials verbunden ist, nennt man Verwesung. Jedem dieser Zersetzungsvorgänge entsprechen verschiedene Formen von Fermentorganismen. Die eigentliche Gährung wird durch ruhende, meist von einander isolirte Pilzzellen (Hefezellen) vermittelt. Die Fäulniss ist durch bewegliche Entwicklungszustände (Bakterien, Vibrionen) ausgezeichnet. Bei der Verwesung finden sich sprossende und fructificirende Formen (Schimmelpilze), welche vorzugsweise die Oberfläche der verwesenden Masse bedecken (siehe Fig. 9).

2) Wirkung der Fermentorganismen auf ihre Nährflüssigkeit. Die Veränderungen, welche die Nährflüssigkeit der Fermentorganismen, das Gährungsmaterial, durch den Stoffwechsel derselben erfährt, sind theils durch die oben besprochene Stoffaufnahme, theils ohne Zweifel durch die Ansammlung von Ausscheidungs- und Zersetzungsproducten derselben verursacht. Ausserden können aber in Folge solcher Ausscheidungen möglicherweise selbstständige Zersetzungen in der Nährflüssigkeit vor sich gehen. Wir sind bis jetzt noch nicht im Stande, diese Einflüsse, die bei der Wirkung der Fermentorga-

nismen auf ihr Substrat vielleicht neben einander herlaufen, zu sondern. Bei allen Gährungen entwickelt sich Kohlensäure. Am beträchtlichsten ist die Kohlensäureentwicklung bei der Verwesung. Die Schimmelpilze verzehren daher ziemlich schnell die organischen Substanzen, auf denen sie sich ansiedeln, indem sie den Kohlenstoff derselben, soweit er nicht zu ihrer eigenen Vegetation dient, als Kohlensäure ausathmen. Den Stickstoff ihres Nährmaterials verwenden sie anfänglich vollständig zur Protoplasmabildung; später, bei dem Zerfall ihrer eigenen Bestandtheile, entweicht dieser als Ammoniak, zu einem kleinen Theil auch als freier Stickstoff in die Atmosphäre. Die Verwesungsorganismen sind daher die hauptsächlichsten Vertilger der organischen Substanz: unter ihrer Vermittlung werden überall, wo organische Stoffe in der Natur sich ansammeln, dieselben unter Sauerstoffaufnahme zu Kohlensäure, Wasser und Ammoniak verbrannt. Viel mannigfaltiger sind die Spaltungsproducte, welche bei der eigentlichen Gährung beobachtet werden. Sie scheinen hier namentlich mit den Gattungen der Fermentorganismen zu wechseln. So liefert der gewöhnliche Hefepilz an Stelle des Zuckers, den er verzehrt, Alkohol und Kohlensäure, nebst geringeren Mengen von Bernsteinsäure und Glycerin. Andere Fermentorganismen liefern Milchsäure, andere Buttersäure in überwiegender Menge (Milch- und Buttersäuregährung). Der bei der Hefegährung gebildete Alkohol kann durch einen andern Fermentorganismus in Essigsäure übergeführt werden, dieser bedarf aber zu seiner Vegetation des fortwährenden Sauerstoffzutritts, während die Buttersäuregährung durch den letzteren augenblicklich gehemmt wird. Am unvollkommensten erforscht sind bis jetzt die Organismen der Fäulniss und ihre Betheiligung an der Spaltung stickstoffreicher Substanzen. Als Producte dieser Spaltung findet man die nämlichen Stoffe, die auch auf andern Wegen aus der Zersetzung der Gewebebildner hervorgehen, wie Leucin, Tyrosin, Ammoniak, Schwefelwasserstoff, Kohlenwasserstoffe, Kohlensäure, flüchtige Fettsäuren u. s. w. Als letzte Producte bleiben auch hier gasförmige Spaltungsproducte übrig, neben Kohlensäure, Wasser und Ammoniak Schwefelwasserstoff und Kohlenwasserstoffe, von denen die letzteren dann allmälig durch atmosphärische Processe zu Kohlensäure, Wasser und Schwefelsäure verbrannt werden. Die Fäulnissfermente wirken daher mit den Verwesungsfermenten an der Zerstörung der organischen Stoffe. Uebrigens ist es bei den Fäulnissprocessen am meisten zweifelhaft, inwiefern die auftretenden Producte als directe Stoffwechselerzeugnisse der Fermentorganismen zu betrachten sind. Nur so viel steht fest, dass die Fäulniss, ebenso wie Gährung und Verwesung, nicht erfolgt, wenn der Zutritt der Fermentorganismen gehindert wird. Eine Anzahl von Stoffen, wie Carbolsäure, übermangansaures Kali, namentlich aber und in verdünnten Lösungen schon nach den Untersuchungen von Kolbe und J. v. Meyer die Salicylsäure, verhindert den Eintritt der Gährung und Fäulniss oder hemmt dieselben, wenn sie schon begonnen haben. Hierin unterscheiden sich nach der Beobachtung Kühne's wesentlich die ungeformten Fermente oder Enzyme von den Gährungsorganismen, indem die durch die ersteren eingeleiteten Gährungen, wie z. B. die Eiweissspaltung durch Pepsin oder Trypsin (vgl. S. 52), erst durch sehr grosse Mengen von Salicylsäure gestört werden.

Morphologie der Gährungsorganismen. Obgleich schon längst Schwann, Mitscherlich u. A. darauf aufmerksam gemacht hatten, dass bei den meisten Gährungen niedere Organismen betheiligt seien, so ist doch

diese physiologische Seite der Gährungserscheinungen vor der rein chemischen in den Hintergrund getreten, bis in der neuesten Zeit durch die Arbeiten Pasteur's wieder die Aufmerksamkeit auf dieselbe gelenkt wurde. Das Studium der an den einzelnen Gährungsvorgängen betheiligten Fermentorganismen hat jedoch wegen des ungewöhnlichen Polymorphismus dieser niederen Wesen mit grossen Schwierigkeiten zu kämpfen. Wie es scheint, kommt denselben häufig ein unregelmässiger Generationswechsel zu, indem eine bestimmte Entwicklungsform nur dann sich ausbildet, wenn die hierzu günstigen äusseren Bedingungen vorhanden sind. Dadurch wird es aber äusserst schwer zu entscheiden, ob eine gegebene Form einem bestimmten Formenkreis angehört oder nicht. Um möglichst alle Entwicklungszustände einer Pilzspecies kennen zu lernen, bedient man sich der Culturversuche: man sät eine reine Pilzform auf ein geeignetes Medium (zucker- oder stärkehaltige Früchte und Fruchtsäfte) und verfolgt nun die ganze Entwicklungsgeschichte. Solche Culturversuche können aber leicht

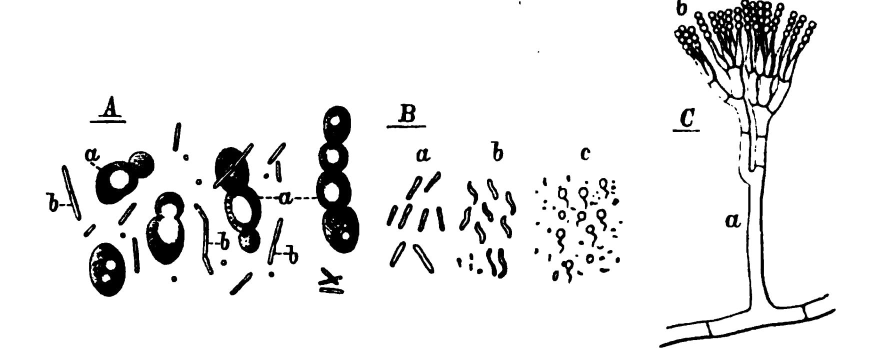


Fig. 9. Gährungsorganismen. A. Einfache Gährung: Alkoholhefe (a), Zellen mit Cellulosehaut und Vacuolen im Innern, theilweise in Sprossverbänden, daneben Milchsäureferment (b). B. Fäulniss: Bakterien (a), Vibrionen (b) und schwärmsporenähnliche Monaden (c). C. Verwesung: Schimmelpilz (Penicillium glaucum), Myceliumfaden (a) mit Sporenträger und Sporen (b).

dadurch getrübt werden, dass fremdartige Pilzkeime aus der Atmosphäre Zutritt finden; ausserdem eignet sich nicht jedes Culturmedium zum Hervorbringen aller Entwicklungszustände. So kommt es, dass gegenwärtig zwei Ansichten einander gegenüberstehen: nach der einen, die von Hallier, Hoffmann, Bail u. A. vertreten wird, macht jede Species der Gährungspilze die den verschiedenen Gährungsformen entsprechenden Entwicklungszustände durch. Die frühesten bald beweglichen, bald unbeweglichen Sporenzustände (Bakterien, Vibrionen und Hallier's Micrococcen) sollen in faulenden Gemischen auftreten, an der verwesenden Oberfläche derselben sollen diese kleinsten Zellen zu zusammenhängenden Sporenketten (Hallier's Leptothrixketten) auswachsen, aus welchen bei genügendem Luftzutritt direct die entwickelten Schimmelformen emporsprossen, aus deren Sporen dann wieder die vorigen Entwicklungszustände hervorgehen. Die Gebilde der eigentlichen Gährung, die Hefezellen, endlich sollen durch einfaches Wachsthum der nämlichen Micrococcus- und Leptothrixformen entstehen. Auf diese Weise will z. B. Hallier aus den gewöhnlichen Schimmelpilzen, Aspergillus, Penicillium, die verschiedenen Fäulniss- und Gäh-

rungsorganismen und umgekehrt aus diesen jene gezogen haben. Nach der zweiten, von Pasteur, de Bary u. A. vertretenen Ansicht entspricht jeder besonderen Gährungsform ein specifischer Fermentorganismus. Pasteur wurde zu diesem Satze durch die unmittelbare Beobachtung der bei den verschiedenen Gährungen wirksamen Elementarorganismen geführt. Eine wichtige Stütze hat derselbe in den Untersuchungen von Reess gefunden, welcher die Entwicklung des Pilzes der Alkoholhefe näher verfolgte und nachwies, dass die Hefezellen auf andern Culturmedien (Möhren, Kartoffeln u. s. w.) sich vergrössern und Tochterzellen von derselben Form in sich erzeugen (Ascosporenbildung). Hierdurch scheint der Formenkreis des Alkoholpilzes (Saccharomyces Reess, Cryptococcus, Hormiscium, Torula der Autoren) als ein in sich abgeschlossener dargethan zu sein. Noch der nähern Untersuchung bedürftig ist die Entwicklung des Essigpilzes (Mycoderma aceti), sowie der Organismen der Milch- und Buttersäuregährung. Der erstere bildet sprossende Formen und nähert sich dadurch den Verwesungsorganismen, wie denn auch die Essigbildung eine Oxydationsgährung darstellt. Die beiden letzteren dagegen nähern sich durch das Fehlen einer deutlichen Cellulosemembran sowie durch ihre theilweise Beweglichkeit den Fäulnissfermenten; in der That setzen auch die betreffenden Gährungen ein eiweissreicheres Material voraus. Nägeli hat die Organismen dieser letzteren Gährungen sowie die Bakterien und Vibrionen in die Gruppe der Schizomyceten (Spaltpilze) zusammengefasst, welche übrigens in Bezug auf ihre Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung noch sehr einer näheren Untersuchung bedarf. Neuerdings pflegt man die durch ihre Kleinheit ausgezeichneten Fäulnissorganismen (Fig. 8 B) meistens sämmtlich als Bakterien zu bezeichnen.

Verbreitung der Gährungsorganismen. Es ist keinem Zweifel unterworfen, dass die mikroskopischen Keime der Gährungsorganismen überall in der Atmosphäre sich finden und dadurch die ungemeine Verbreitung spontaner Gährungsprocesse verursachen (vgl. §. 38). Auch der Körper der höheren Pflanzen und Thiere ist sehr häufig die Wohnstätte solcher niederen Organismen; im Darmkanal der Thiere fehlen sie niemals; in den Ernährungssäften (Blut, Lymphe) sind sie zuweilen beobachtet. Diese Allverbreitung der Fermentorganismen hat auf den Gedanken geführt, ihnen eine physiologische Bedeutung in dem Haushalt der höheren Thiere anzuweisen, indem man annahm, dass die zahlreichen Gährungsvorgänge, die im Organismus der Thiere, namentlich bei der Verdauung, sich vollziehen, die Umwandlung von Stärke in Zucker, von Eiweiss in Pepton u. s. w., auf die Thätigkeit von Fermentorganismen zurückzuführen seien. Die höheren Organismen würden also nicht sowohl, wie man bisher geglaubt hat, die in ihnen schmarotzenden Pilze ernähren, als vielmehr von ihnen ernährt werden. Die physiologische Untersuchung der Verdauungsvorgänge widerspricht aber dieser Vorstellung auf das entschiedenste, indem sie zeigt, dass gewisse Verdauungsvorgänge, wie die Zuckerbildung aus Stärke, die Peptonverdauung des Magens, mit den rein dargestellten Fermenten und mit Ausschluss aller irgend nachweisbaren organisirten Beimengungen hervorgerufen werden können. Andere Verdauungsvorgänge, wie die pankreatische Eiweissverdauung, lassen sich zwar kaum künstlich herstellen, ohne dass lebende Fäulnissfermente in die Verdauungsgemische hineingerathen. Aber gerade hier lehrt die Beobachtung, dass der Verdauungsvorgang durch das überhandnehmende Ferment nicht gefördert, sondern gehemmt wird. Grössere Wahrscheinlichkeit

hat die Bedeutung, welche man den Fermentorganismen als Verbreitern epidemischer und contagiöser Krankheiten zugeschrieben hat. Viele Pflanzen- und Thierkrankheiten (die Pilzerkrankungen vieler Pflanzen, Favus, Diphtheritis) sind zweifellos durch specifische Organismen bedingt, bei andern (Cholera, Ruhr, Typhus) macht die Auffindung massenhafter Pilzsporen im Darminhalt eine Beziehung der Fermentorganismen zur Verbreitung dieser Erkrankungsformen mindestens wahrscheinlich, wie denn überhaupt die eminente Fortpflanzungsfähigkeit contagiöser Gifte unwillkürlich an die ebenso erstaunliche Productivität niederer Organismen erinnert. Dabei ist es aber freilich noch zweifelhaft, ob den specifischen Contagien immer specifische Fermentorganismen entsprechen, oder ob nicht vielmehr die auch sonst in der Luft verbreiteten Keime die zufälligen Träger der contagiösen Gifte abgeben. Diese Frage kann nur durch die botanische Untersuchung aufgeklärt werden. Die von Klob und Thomé gefundenen Cholerapilze bieten vorläufig keinerlei charakteristische Eigenthümlichkeiten dar, sie scheinen grossentheils mit dem auf faulender Milch vorkommenden Oïdium lactis identisch zu sein*).

Theorieen der Gährung. 1) Contacttheorie. Indem man von der Vorstellung ausging, das Ferment bleibe selbst während der Gährung unverändert, nahm man ursprünglich in demselben eine nicht näher erklärte „katalytische Kraft“ an, durch welche es auf sein Substrat wirke (Berzelius). Liebig suchte sodann diese Contactwirkung dadurch verständlich zu machen, dass er das Ferment als einen selbst in Umsetzung befindlichen Körper auffasste, der seine innere Bewegung mechanisch auf das Gährungssubstrat übertrage. Die Zersetzung des letzteren und diejenige der Hefe blieben aber auch nach dieser Vorstellung chemisch von einander unabhängige Vorgänge.

2) Vitalistische Theorie. Sie betrachtet die Gährungsvorgänge als Stoffwechselprocesse der Fermentorganismen. Die von den letzteren gelieferten Ausscheidungen sind die Gährungsproducte. Diese Ansicht, schon früher von Schwann, Mitscherlich u. A. vertreten, ist durch die wichtigen Versuche Pasteur's von neuem aufgelebt. Nach der Contacttheorie sollte bei der alkoholischen Gährung der Traubenzucker einfach sich in Alkohol und Kohlensäure spalten ($C_6H_{12}O_6 = 2\,[C_2H_6O + 2CO_2]$), bei der Milchsäuregährung der Milchzucker in Milchsäure zerfallen ($C_{12}H_{24}O_{12} = 4C_3H_6O_3$) u. s. w. Diese Ansicht erwies sich als unrichtig. Bei allen Gährungen wird, wie Pasteur feststellte, Sauerstoff verschluckt und Kohlensäure abgegeben. Sobald stickstoffhaltige Substanz (Eiweiss oder ein Ammoniaksalz) gegenwärtig ist, nimmt das Ferment an Masse zu, indem es offenbar aus dem Zucker Cellulose und Fett erzeugt. Ausserdem sammeln sich in dem Gährungssubstrat andere, früher übersehene Stoffe an, die ebenfalls aus der Spaltung des Zuckers hervorgehen müssen. So lieferten z. B. 100 Gr. Zucker mit 1,198 Hefe versetzt neben Alkohol und Kohlensäure 0,773 Bernsteinsäure ($C_4H_6O_4$) und 3,640 Glycerin ($C_3H_8O_3$) nebst 1,663 neugebildeter organischer Substanz, um die sich das Gewicht der Hefe vermehrt zeigte.

---

*) De Bary, in Hofmeister's Handbuch der physiolog. Botanik, II. 1. Hallier, Gährungserscheinungen, 1867. Reess, über Alkoholgährungspilze, 1870. Ausführliche Literaturverzeichnisse s. in Schmidt's Jahrbüchern der Medicin (Richter) Bd. 135, 140 u. 151.

3) Chemische Theorie. Indem die vitalistische Theorie die Gährung als einen Vorgang nachweist, der, in vielen Fällen wenigstens, complicirtere Stoffwechselvorgänge elementarer Organismen begleitet, widerlegt sie zwar die Contacthypothese, aber sie selbst liefert keine wirkliche Erklärung der Gährungen, da sie über die chemische Natur jener Stoffwechselvorgänge keinen Aufschluss gibt. Diese Aufgabe kann nur von einer chemischen Theorie gelöst werden, welche überdiess allein im Stande ist alle Gährungen, auch diejenigen, welche nicht durch organisirte Fermente bedingt sind, zu umfassen; ja die chemische Theorie wird zunächst von diesen einfacheren Fällen ausgehen, um erst durch sie für die viel complicirteren Wirkungen der organisirten Fermente ein Verständniss zu gewinnen. Als einfachsten Begriff der Gährung halten wir hier fest: die Zerlegung eines Substrates durch einen andern Körper, der selbst während längerer Zeit unverändert bleiben kann. Dieser Begriff passt auch auf die organisirten Fermente, da für jeden Organismus ein Gleichgewicht der Ernährung möglich ist, bei welchem er, trotz der von ihm eingeleiteten Stoffzersetzungen, in seiner Zusammensetzung constant bleibt. In diesem weitesten Sinn genommen könnten freilich alle Organismen, auch die höheren Pflanzen und Thiere, Gährungsorganismen genannt werden. Darin liegt aber kein Einwand gegen den hier aufgestellten Begriff der Gährung, sondern nur ein Hinweis auf die grosse Bedeutung, welche Spaltungsvorgänge im Stoffwechsel der Organismen besitzen. Natürlich wird es jedoch immer die Aufgabe sein, solche complicirte Spaltungsvorgänge, wie sie schon bei den durch Elementarorganismen eingeleiteten Gährungen in der Regel vorliegen, in ihre einfacheren Componenten aufzulösen. Uebrigens bietet auch die unorganische Natur Fälle von Spaltungen dar, welche den Fermentwirkungen vollständig analog sind. Das einfachste Beispiel dieser Art ist die Wirkung des Platin im fein vertheilten Zustande.

Der Platinschwamm kann sowohl als Spaltungsferment wie als Oxydationsferment wirken. Als ersteres zerlegt er Wasserstoffsuperoxyd ($H_2\Theta_2$) in Wasser ($H_2\Theta$) und Sauerstoff (Θ); der entweichende Sauerstoff verbindet sich alsbald mit gewöhnlichem freiem Sauerstoff (Θ_2) zu Ozon (Θ_3). Als Oxydationsferment oxydirt der Platinschwamm freien Wasserstoff (H_2) zu Wasser ($H_2\Theta$); hierbei erfolgt ebenfalls eine Spaltung des gewöhnlichen Sauerstoffs Θ_2, indem das eine Atom seines Moleculs mit H_2 verbrennt, das andere mit einem weiteren Molecül Θ_2 wieder Ozon bildet. In der That beobachtet man bei beiden Fermentwirkungen des Platins Ozonerzeugung. Das Platin selbst erscheint nach Ablauf dieser Processe unverändert, ähnlich wie unter Umständen die Gährungsorganismen nach vollzogener Gährung, aber trotzdem können wir seine Wirkung als eine chemische auffassen: es überträgt den Sauerstoff, indem es selbst in rascher Folge zuerst oxydirt wird dadurch, dass es sich mit 1 Atom Θ des $H_2\Theta_2$ oder des freien Θ_2 verbindet, und dann wieder reducirt wird (durch Abgeben seines Θ an ein freies Θ_2-Molecül oder an H_2). Die complicirteren Gährungen durch organische Fermente lassen sich bis jetzt nur in den relativ einfachsten Fällen näher zergliedern. Diese bekannteren Formen der Gährung gehören durchweg den einfacheren, nicht mit Oxydation verbundenen Fermentprocessen zu. Sie lassen sich nach Hoppe-Seyler in folgender Weise classificiren:

A) Spaltungen unter Wasseraufnahme (Umwandlung von Anhydriten in Hydrate).

a. Zuckergährungen. Die Fermente wirken wie verdünnte Mineralsäuren

in der Siedehitze. Hierher gehören die Umwandlung von Amylum oder Glykogen in Dextrin und Traubenzucker

$$\underset{\text{Amylum}}{C_{24}H_{40}O_{20}} + 3\,H_2O = \underset{\text{Dextrin}}{C_6H_{10}O_5} + \underset{\text{Traubenzucker}}{3\,C_6H_{12}O_6},$$

ferner die Spaltung von Rohrzucker in Traubenzucker und Fruchtzucker, die Spaltung von Salicin in Zucker und Saligenin, von Amygdalin in Zucker, Bittermandelöl und Blausäure u. s. w.

b. Fettgährungen (Verseifung durch Fermente), analog der Wirkung der Aetzalkalien in höherer Temperatur. Die neutralen Fette werden so durch gewisse Verdauungsfermente (pankreatischen Saft) unter Wasseraufnahme in Fettsäuren und Glycerin gespalten, Amidverbindungen werden durch Fäulnissfermente zerlegt. So zerfällt der Harnstoff in kohlensaures Ammoniak ($CH_4N_2O + 2\,H_2O = CO_3[NH_4]_2$), die Hippursäure in Glycocoll und Benzoësäure ($C_9H_9NO_3 + H_2O = C_2H_5NO_2 + C_7H_6O_2$), u. s. w.

c. Eiweissspaltungen. Vielleicht gehören die Umwandlungen der Eiweisskörper in Peptone bei der Verdauung durch das Magen-, Pankreas- und Dünndarmferment (Pepsin, Trypsin), sowie durch gewisse pflanzliche Eiweissfermente in die Reihe der unter Wasseraufnahme erfolgenden Spaltungen. Doch ist es möglich, dass hiebei auch weitere Umlagerungen der Molecüle erfolgen. Siehe die Physiol. der Verdauung. Bei der Fäulniss erfährt ein Theil des Eiweisses eine ähnliche Umwandlung.

B) Spaltungen mit Uebertragungen des O von H an C-Atome. Hierher gehört die Spaltung von Michzucker und anderen Kohlehydraten in Milchsäure, von Traubenzucker in Alkohol und Kohlensäure. Die Kohlehydrate bestehen, als hochatomige Alkohole, jedenfalls aus Ketten von Kohlenwasserstoff- und Hydroxylgruppen, während in die Säuren Carboxyl- (CO-) Gruppen eingehen (vgl. S. 56). Es muss also bei diesen Gährungen eine Uebertragung des O vom H an den C stattfinden. So findet bei der Alkoholgährung die folgende Umsetzung statt:

$$\underset{\text{Traubenzucker}}{(CH\,.\,HO)_4\,.\,CH_2\,.\,HO\,.\,COH} + 2\,H_2O = \underset{\text{Alkohol}}{2\,(CH_3\,.\,CH_2\,.\,HO)} + \underset{\text{Kohlensäure}}{2\,CO(HO)_2}$$

Eine ähnliche Umsetzung findet bei allen Fäulnissprocessen statt. Als ein letztes Product der Fäulniss stickstofffreier Substanzen pflegen dabei CO_2, Sumpfgas (CH_4) und freies Wasserstoffgas aufzutreten. Ist dabei atmosphärischer Sauerstoff zugegen, so wird derselbe durch den nascirenden H zerlegt, und es entstehen Wasser und Ozon ($2\,H + 2\,O_2 = H_2O + O_3$). Bei allen Fäulnissprocessen, bei denen Luftzutritt stattfindet, beobachtet man daher Ozonbildung, wie sich durch die gewöhnlichen Ozonreagentien (Bläuung von Jodkaliumstärke oder von Guajatinktur) leicht nachweisen lässt *).

*) Pasteur, ann. chim. et phys. t. 52, 58, compt. rend. t. 46, 56. Liebig, Ann. Chem. u. Pharm. 1870. Mayer, Lehrbuch der Gährungschemie, 1874. Hüfner, über die Wirkungsweise der ungeformten Fermente, 1872. Traube, Theorie der Fermentwirkungen 1868. Hoppe, Pflüger's Archiv Bd. 12.

§. 23. Stoffwechsel der Pflanzen- und Thierzelle.

Wir sind nicht im Stande den chemischen Stoffwechsel der einzelnen Zellen, welche in die Zusammensetzung der höheren Pflanzen und Thiere eingehen, für sich zu verfolgen. Unsere Kenntniss desselben beschränkt sich theils auf die mikroskopisch wahrnehmbaren Stoffveränderungen, theils auf die Schlussfolgerungen, die sich aus dem Stoffwechsel grösserer Zellenaggregate oder des ganzen Organismus ziehen lassen.

1) Die Pflanzenzelle. In allen höheren Pflanzen entsteht aus dem Protoplasma bestimmter, dem Gaswechsel mit der Atmosphäre zugänglicher Zellen unter Einwirkung des Lichtes das Chlorophyll. Zuweilen einfach als grüne Modification des protoplasmatischen Eiweisses auftretend (bei gewissen Algen), meist aber in der Form körniger Niederschläge aus demselben sich abscheidend, ist das Chlorophyll das stärkste Reductionsferment, das wir kennen. Der Lichtbestrahlung ausgesetzt zerlegt dasselbe nicht nur Wasser, sondern auch aus der Atmosphäre aufgenommene Kohlensäure, indem es Sauerstoff abscheidet. In Folge dieses Reductionsvorganges entstehen die stickstofffreien Pflanzenbestandtheile. Als nächstes Erzeugniss der Chlorophyllathmung scheint, wie die mikroskopische Beobachtung lehrt, meistens die Stärke aufzutreten, welche sogleich im Innern der Chlorophyllkörner sich ablagert; in selteneren Fällen erscheinen zuerst Zuckerarten, Fette, oder vielleicht auch Pflanzensäuren, welche Alkoholradicale enthalten. Meistens ist daher wohl die Stärke die Muttersubstanz sowohl für die übrigen Kohlehydrate, namentlich Zuckerarten und Cellulose, wie für die Fette. Während die Entstehung der Glycosen durch die in allen Pflanzensäften verbreiteten diastatischen Fermente leicht begreiflich erscheint, sind uns dagegen die Fermentsubstanzen, auf deren Wirkung die Bildung von Cellulose, Gummi u. s. w. aus Stärke beruht, unbekannt. Da alle diese Stoffe auch in Zellen auftreten, welche des Chlorophylls entbehren, so vermuthet man, dass die Stärke zunächst in eine leicht diffundirbare Glycoseart übergeführt werde, aus welcher dann an den verschiedensten Stellen theils Rückverwandlung in Stärke, theils Bildung von Cellulose und andern schwer diffundirbaren Kohlehydraten oder von Fetten erfolge. In der That können alle diese stickstofffreien Pflanzenbestandtheile in der manchfaltigsten Weise in einander übergeführt werden, da wir bald gewisse Zellcomplexe ihren Cellulosegehalt auf Kosten des in ihnen enthaltenen Zuckers oder der Stärke vermehren sehen, bald beobachten, dass die Kohlehydrate abnehmen, während das Fett zunimmt, oder dass umgekehrt beim Schwinden der Pflanzenfette Stärke, Cellulose u. s. w. sich ansammeln. Nun gehören die Fette nach ihrer Zusammensetzung zu den sauerstoffärmsten Pflanzenbestandtheilen. Bei ihrer directen Bildung in der chlorophyllhaltigen Zelle muss also ein intensiverer Reductionsvorgang eintreten als bei der Stärke- oder Zuckererzeugung, ebenso muss wo aus Kohlehydraten Fette hervorgehen

eine abermalige Reduction stattfinden. Umgekehrt ist die Verwandlung der Fette in Kohlehydrate ein nothwendig mit Sauerstoffaufnahme verbundener Oxydationsprocess. Die Umwandlung der einzelnen Kohlehydrate in einander muss dagegen bald als Spaltung unter Wasseraufnahme (Uebergang der Stärke, Cellulose in Glycosearten), bald als Synthese unter Wasseraustritt (Rückverwandlung der Glycosen in nicht diffusible Kohlehydrate) aufgefasst werden. Eine weitere Oxydation können die Kohlehydrate erfahren, indem aus ihnen Pflanzensäuren, z. B. Aepfel-, Wein-, Oxalsäure, hervorgehen, unter denen namentlich die letztere, die Oxalsäure, als ein sehr verbreitetes Product des Pflanzenstoffwechsels, wahrscheinlich aber niemals als directes Erzeugniss der Chlorophyllathmung auftritt. Wie demnach die Oxalsäure und mit ihr wahrscheinlich die meisten andern pflanzlichen Säuren Oxydationsproducte sind, welche keine Verwendung als Baustoffe der Pflanzenzelle mehr finden, so werden von der letzteren auch Reductionsproducte, wie die Harze, ätherischen Oele, geliefert, welche augenscheinlich Auswurfsstoffe darstellen.

Neben der Bildung und Umwandlung der stickstofffreien Zellenbestandtheile geht einher die Erzeugung der stickstoffhaltigen, der Eiweissstoffe. Ihre Entstehung ist nicht direct abhängig von der Chlorophyllathmung; diese Stoffe können daher in den chlorophyllfreien Zellen der höheren Pflanzen sich bilden, ebenso wie ja auch die vollkommen chlorophyllfreien selbständigen Elementarorganismen Eiweiss zu erzeugen vermögen (§. 22). Die Pflanzenzelle nimmt den Stickstoff regelmässig in der Form der salpetersauren und Ammoniakverbindungen auf; ausser ihnen können noch einige dem Ammoniak nahe stehende Körper, wie Harnstoff, Leucin, Tyrosin, Glycin, von ihr unmittelbar verwendet werden. Da endlich nach den Versuchen von Berthelot organische Stoffe unter dem Einflusse elektrischer Ausströmungen freien Stickstoff zu binden vermögen, so ist, bei dem nie fehlenden elektrischen Zustand der Atmosphäre, auch eine Aufnahme von unverbundenem Stickstoff durch die Pflanzen vorauszusetzen. Aus Stickstoffverbindungen und aus Kohlehydraten kann jede protoplasmahaltige Zelle Eiweisskörper zusammensetzen. Diese Synthese ist wegen des höheren Sauerstoffgehalts der Kohlehydrate stets zugleich eine Reduction, besonders dann, wenn der Stickstoff in der Form der Salpetersäure aufgenommen wurde. Uebrigens kann die einzelne Pflanzenzelle ihren Eiweissbedarf auch von andern Zellen beziehen. Die höhere Pflanzenzelle gleicht also in Bezug auf ihren Eiweissstoffwechsel vollständig den chlorophyllfreien selbständigen Elementarorganismen. Noch wenig aufgeklärt sind die weiteren Schicksale des Eiweisses. Zweifelsohne müssen gewisse stickstoffreichere Pflanzenbestandtheile (die Alkaloïde) als Spaltungsproducte desselben betrachtet werden. Das Erscheinen von Fettkörnchen in zerfallendem Protoplasma macht es wahrscheinlich, dass als stickstofffreies Spaltungsproduct Fett auftreten kann; ob auch Kohlehydrate auf diese Weise entstehen, ist nicht nachzuweisen. Neuere Beobachtungen, welche das weit verbreitete Vor-

kommen eines pepsinartigen Fermentes und einer durch dasselbe im Verein mit einer freien Säure (Propionsäure, Ameisensäure) geschehenden Eiweissverdauung im Pflanzenreiche dargethan haben, machen es wahrscheinlich, dass als ein Zwischenproduct des Stoffwechsels der Pflanzenzelle bei diesen Umwandlungen des Eiweisses stets Pepton auftritt. (Vgl. hierüber §. 28.)

Alle hier geschilderten Vorgänge, welche von dem Chlorophyllgehalt der Zellen nicht abhängen, sind an das Protoplasma gebunden. Dieses nur löst Stärke zu Glycose auf oder scheidet letztere wieder als Cellulose, Stärke, Gummi ab. Sobald die Zelle ihr Protoplasma verloren hat, kann sie höchst wahrscheinlich nur noch als mechanischer Filtrations- und Diffusionsapparat functioniren, aber die chemischen Umsetzungen in ihr haben ein Ende. Wir müssen demnach annehmen, dass in dem Protoplasma je nach Umständen entweder solche Spaltungs- und Oxydationsfermente entstehen, deren Wirkungen wir, wie die Ueberführung der Stärke in Zucker oder der Kohlehydrate in Pflanzensäuren, auch ausserhalb leicht hervorbringen können, oder dass in ihm Reductionsfermente sich bilden, welche häufig eine Synthese einfacherer Verbindungen zu zusammengesetzteren im Gefolge haben, und deren Wirkungen ausserhalb der Pflanzenzelle bis jetzt nicht nachgeahmt werden konnten. Hierher gehören die Reductionsfermente, welche Kohlehydrate in Fett überführen, oder welche aus unorganischen Stickstoffverbindungen und Kohlehydraten Eiweiss componiren. Diese Reductionsfermente des farblosen Protoplasmas unterscheiden sich aber von dem Chlorophyll wesentlich dadurch, dass der durch sie eingeleitete Reductionsvorgang niemals mit der Abscheidung freien Sauerstoffs verbunden ist, sondern dass im Gegentheil die chlorophyllfreien Elementarorganismen immer noch Sauerstoff verbrauchen. Dies ist nur dann möglich, wenn alle diese Processe zugleich von Spaltungen und Oxydationen begleitet sind, als deren Folge zuletzt die sauerstoffreichste Verbindung des Kohlenstoffs, die Kohlensäure, frei wird, während ein sauerstoffärmerer Atomcomplex zurückbleibt. Auf diese Weise erklärt sich unmittelbar der Gaswechsel, welcher als letztes Resultat dieses verwickelten chemischen Stoffwechsels der Pflanzenzelle zur Beobachtung kommt. Die chlorophyllhaltige Zelle verzehrt unter dem Einfluss der Lichtbestrahlung Kohlensäure und scheidet freien Sauerstoff aus; die chlorophyllfreie Zelle aber, und mit ihr die chlorophyllhaltige beim Mangel des Lichtes, scheidet fortan Kohlensäure aus und verzehrt Sauerstoff. Aber da nur ein Theil der gelieferten Kohlensäure von der unmittelbaren Oxydation verbrennlicher Bestandtheile, ein anderer von der Spaltung sauerstoffreicherer Bestandtheile in sauerstoffärmere herstammt, so verzehrt auch die farblose Pflanzenzelle durchschnittlich weniger Sauerstoff, als sie in der Form von Kohlensäure wieder ausscheidet.

Nach Versuchen, welche Boussingault an Oleanderblättern ausführte, vermag ein Quadratcentimeter grüner Blattfläche im directen Sonnenlichte durchschnittlich 1,14 cc. $\Theta\Theta_2$ in Θ umzuwandeln. Die auf das Chlorophyll wirk-

samsten Strahlen sind nach N. J. C. Müller die an der Grenze von Roth und Orange (zwischen den Spektrallinien B und C) gelegenen; die brechbareren Strahlen jenseits des Gelb (von E an) vermögen keinen Sauerstoff mehr zu entwickeln. Damit stimmt überein, dass das Chlorophyll jene wirksamsten Strahlen stark absorbirt, so dass in dem Spektrum eines durch grüne Pflanzentheile gesandten Lichtstrahls zwischen B und C ein breiter Absorptionsstreifen auftritt.

Liebig hat, von der Vermuthung ausgehend, dass die Bildung der Pflanzenstoffe durch eine stufenweise Reduction erfolge, die sauerstoffreichen Pflanzensäuren als die zunächst durch die Wirkung des Chlorophylls erzeugten Körper betrachtet; aus ihnen sollten die Kohlehydrate, aus den letzteren die Fette hervorgehen. Hierbei erschien es als die nächstliegende Annahme, dass die als Anhydrid ($CO . O$) eingeathmete Kohlensäure zunächst sich unter Sauerstoffabscheidung mit Wasser verbinde und so in ihren Hydratzustand ($CO . (HO)_2$) übergehe und dann in Oxalsäure, Wasser und Sauerstoff sich spalte, nach dem Schema $2 (CO . (HO)_2) = CO . HO . CO . HO + H_2O + O$. Diese Annahme hat jedoch in neuester Zeit Stutzer direct durch Vegetationsversuche widerlegt, in denen er Pflanzen die atmosphärische CO_2 entzog und dafür Oxalsäure als Kohlenstoffquelle darbot. Es zeigte sich, dass hierbei zwar die Pflanzen vegetirten und O aushauchten, aber nur so lange als man die zugleich fortwährend von ihnen ausgehauchte CO_2 nicht beseitigte. Geschah letzteres durch eine in den Vegetationsraum gebrachte Schale mit Natronlauge, so starben sie ab. Die Oxalsäure kann also nur zur Ernährung der Pflanzen dienen, indem sie von ihnen zuerst zu CO_2 oxydirt wird. Anders verhält es sich mit solchen Säuren, die ausser der Carboxylgruppe noch eine Kohlenwasserstoffgruppe enthalten. Namentlich kann die Weinsäure ($2 [CH . HO . CO . HO]$), in verdünnter Lösung den Wurzeln dargeboten, in einer vollständig CO_2 — frei gehaltenen Atmosphäre die Vegetation unterhalten. Hiernach ist die Möglichkeit, dass solche Säuren in den Pflanzen zu Kohlehydraten reducirt werden, nicht zu bestreiten. Eine andere Frage aber ist es, ob dieser Weg als der normale oder als derjenige, auf welchem die Hauptmasse der pflanzlichen Kohlehydrate und Fette sich bildet, angesehen werden darf. Dem scheinen die botanischen Untersuchungen von Mohl, Nägeli und Sachs entschieden zu widerstreiten. Durch sie ist nachgewiesen, dass in der Regel Stärkekörner als erste Einschlüsse des Chlorophylls auftreten, zuweilen Fett; nur in seltenen Fällen scheint vor der Stärke Zucker zu entstehen. Die scheinbare Schwierigkeit einer Annahme umfangreicher Wanderungen der Stärke, bei denen diese zuerst in Glycose und dann in Stärke zurück verwandelt wird, verschwindet, wenn man in Betracht zieht, dass überhaupt die mannichfaltigsten Transformationen dieser Stoffe in einander innerhalb der lebenden Pflanzenzelle stattfinden. Dieser gibt sich namentlich aus Vegetationsversuchen Boussingault's an jungen, chlorophyllfreien Pflanzen (bei denen also eine Neubildung stickstofffreier organischer Substanz ausgeschlossen ist). In der Regel nimmt hierbei in Folge der Keimung der Samen Cellulose und Zucker auf Kosten der Stärke und des fetten Oeles oder Cellulose und Stärke auf Kosten der Fette zu. Umgekehrt beobachtet man, dass beim Austreiben junger Pflanzen als Reservematerial aufgehäufte Cellulose gelöst wird, um zur Bildung von andern Kohlehydraten und von Fetten zu dienen.

Darin, dass der allgemeine Gaswechsel der lebenden Pflanzentheile, abgesehen von den chlorophyllhaltigen Zellen, dem respiratorischen Gaswechsel der

Thiere vollständig gleicht, findet die tiefere Uebereinstimmung in den elementarsten Lebensfunctionen der Organismen ihren Ausdruck. Wie im Thiere so ist auch in der pflanzlichen Zelle der respiratorische Verbrennungsprocess mit einer deutlich nachweisbaren Wärmesteigerung verbunden (vgl. §. 24). Ebenso wird nach den Versuchen von Bert das Leben der Pflanze gehemmt und schliesslich vernichtet, wenn eine dauernde Ansammlung von CO_2 in ihrer Athmungsluft die Respiration des farblosen Protoplasmas stört. So fand Bert, dass ein CO_2-Gehalt der Athmungsgase von 20 Volumproc. die Entwicklung pflanzlicher Keime aufhebt und ein solcher von 60 Volumproc. dieselben tödtet.

Die physiologisch wahrscheinlichen Bildungen und Transformationen der stickstofffreien organischen Bestandtheile in der Pflanzenzelle sind demnach folgende:

In der chlorophyllhaltigen Zelle:

1) Bildung von Kohlehydraten aus CO_2 und H_2O, z. B.

$$6\,CO_2 + 5\,H_2O = C_6H_{10}O_5 \text{ (Stärke)} + 12\,O, \text{ oder } 6\,CO_2 + 6\,H_2O = C_6H_{12}O_6 \text{ (Glycose)} + 12\,O.$$

2) Bildung von Fetten aus CO_2 und H_2O, z. B.

$$57\,CO_2 + 52\,H_2O = C_{57}H_{104}O_6 \text{ (Triolein)} + 160\,O.$$

Dazu kommt als ein wenigst möglicher Reductionsvorgang:

3) Die Bildung von Pflanzensäuren, welche OH-Gruppen enthalten, aus CO_2 und H_2O und die nachherige Abspaltung von Kohlehydraten (oder auch Fetten) aus diesen Pflanzensäuren, z. B.

$$4\,CO_2 + 3\,H_2O = C_4H_6O_6 \text{ (Weinsäure)} + 5\,O,\ 2\,C_4H_6O_6 = C_6H_{10}O_5 \text{ (Stärke)} + 2\,CO_2 + H_2O + 2\,O.$$

In der chlorophyllfreien Zelle (unter Vermittlung des farblosen Protoplasmas):

1) Umwandlung der einzelnen Kohlehydrate in einander, theils Spaltungsprocesse, theils synthetische Vorgänge. Nehmen wir z. B. für die Kohlehydrate mit höherem Moleculargewicht (Cellulose, Stärke) hypothetisch den doppelten Kohlenstoffgehalt der Glycosearten an, so werden beide Umwandlungsweisen durch folgende Formeln veranschaulicht:

$$C_{12}H_{20}O_{10} + 2\,H_2O = 2\,C_6H_{12}O_6 \text{ (Spaltung unter Wasseraufnahme),}$$

$$2\,C_6H_{12}O_6 - 2\,H_2O = C_{12}H_{20}O_{10} \text{ (Synthese unter Wasserausscheidung).}$$

2) Entstehung von Kohlehydrat aus Fett (durch Oxydation), z. B.

$$2\,(C_{57}H_{104}O_6) + 10\,H_2O + 92\,O = 19\,(C_6H_{12}O_6).$$

Ausserdem kann die directe Oxydation der Fette durch den auf S. 65 in Beispielen erörterten Process sauerstoffreichere Fettsäuren liefern, welche aber wegen ihrer Flüchtigkeit in der Regel nicht als bleibende Pflanzenbestandtheile sich nachweisen lassen.

3) Entstehung von Fett aus Kohlehydrat (durch Reduction). Dieser Vorgang ist nicht die einfache Umkehrung des vorigen, weil das ungefärbte Protoplasma freien Sauerstoff nicht abzuscheiden vermag und daher die Reduction stets mit gleichzeitiger Oxydation und Spaltung verbunden ist. Z. B.

$$48\,(C_6H_{12}O_6) + 256\,O = 2\,(C_{57}H_{104}O_6) + 174\,CO_2 + 184\,H_2O.$$

Denken wir uns neben dem Fett einen der stark reducirten Excrementialstoffe der Pflanze entstehen, z. B. $C_{10}H_{16}$ (Terpentin), so ist eine geringere Sauerstoffaufnahme erforderlich, die begleitende Oxydation also unbedeutender:

$$48\,(C_6H_{12}O_6 + 200\,O = 2\,(C_{57}H_{104}O_6) + 2\,(C_{10}H_{16}) + 154\,CO_2 + 168\,H_2O.$$

4) Entstehung von Pflanzensäuren aus Kohlehydraten, z. B.

$$C_6H_{12}O_6 - 3\,H_2O + 9\,O = 3\,C_2H_2O_4 \text{ (Oxalsäure).}$$

Der Aufnahme von freiem Stickstoff durch die Pflanzen scheinen die Versuche Boussingault's zu widersprechen, in denen sich bei Ausschluss von N-Verbindungen aus der Nahrung keine Zunahme des N-Gehaltes keimender Samen nachweisen liess. Die Versuche von Berthelot hatten jedoch gezeigt, dass bei der Absorption des freien N durch zusammengesetzte organische Verbindungen der elektrische Zustand der Atmosphäre eine wesentliche Rolle spielt, indem bei gänzlichem Mangel freier Elektricität keine Bindung des N eintritt. Dagegen beginnt diese schon, wenn man nur sehr schwach, so wie es etwa dem gewöhnlichen Zustand der Atmosphäre entspricht, in die Umgebung durch eine Elektrisirmaschine oder einen Inductionsapparat Elektricität ausströmen lässt, und die Absorption wächst bedeutend bei stärkeren Ausströmungen, wie sie dem Zustand bei einem Gewitter entsprechen. Unter den Verbindungen des Stickstoffs sind es nach den Versuchen von Knop vorzugsweise die der Salpetersäure, aus welchen die Pflanzenzelle ihren Stickstoff bezieht, während man früher die Ammoniakverbindungen als die fast ausschliesslichen Nährmittel derselben ansah. (Vgl. §. 22.) Die Synthese und Reduction, aus welcher die Eiweissstoffe hervorgehen, muss, ähnlich wie die Fettbildung aus Kohlehydraten, mit gleichzeitiger Spaltung und Oxydation verbunden sein, da eine Sauerstoffabscheidung bei derselben nicht stattfindet. Aus der auf S. 51 angegebenen Zusammensetzung des Albumin hat Lieberkühn die Formel berechnet $C_{72}H_{112}N_{18}SO_{22}$. Hiernach lässt sich die Synthese des Eiweisses aus NH_3 und Kohlehydrat (Glycose) durch die Gleichung veranschaulichen:

$$26\,(C_6H_{12}O_6) + 36\,NH_3 + 2\,SO_4H_2 + 4\,O = 2\,(C_{72}H_{112}N_{18}SO_{22}) + 12\,CO_2 + 100\,H_2O,$$

aus Salpetersäure und Kohlehydrat:

$$46\,(C_6H_{12}O_6) + 36\,NO_3H + 2\,SO_4H_2 + 100\,O = 2(C_{72}H_{112}N_{18}SO_{22}) + 132\,CO_2 + 184\,H_2O.$$

Bei der Aufnahme salpetersaurer Verbindungen ist also die begleitende Oxydation viel intensiver. Es versteht sich übrigens von selbst, dass diese Formeln nur über die allgemeine Richtung der Eiweisssynthese einigermassen Rechenschaft geben, nicht entfernt aber die noch ganz unbekannten chemischen Vorgänge, die hierbei stattfinden, schildern sollen. In letzterer Beziehung sind bis jetzt nur Vermuthungen möglich, welche auf die bei der künstlichen und bei der natürlichen (in den Organismen erfolgenden) Zersetzung des Eiweisses auftretenden Producte sich stützen können. Da nun die nächsten stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte des Eiweisses entweder den Amid- oder den Cyanverbindungen angehören, so lässt sich auch annehmen, dass entweder Amid- oder Cyangruppen in das Eiweissmolecül eintreten. Pflüger hat neuerdings auf die ausgesprochene Neigung hingewiesen, welche die Cyansäure gleich den Kohlehydraten zur Bildung polymerer Molecüle besitzt. Nun kommen, wie z. B. schon das Verhältniss der Peptone zu den gemeinen Eiweisskörpern wahrscheinlich macht, bei den Albuminstoffen wohl in sehr ausgedehnter Weise Polymerieen vor, häufig wahrscheinlich zugleich mit Ein- oder Austritt von Wasser verbunden, und es liegt nahe, die physiologischen Erscheinungen der Assimilation und des Wachsthums der Gewebe mit der Neigung der protoplasmatischen Eiweissstoffe zur Bildung polymerer Molecülreihen in Beziehung zu bringen. Jede Bildung polymerer Verbindungen lässt sich

ja als ein assimilatives Wachsthum betrachten. So wird z. B. der Aethylenalkohol zum Diäthylenalkohol, indem einfach zwei gleichartige Molecüle, nach Austritt von $H_2\Theta$, durch ein Sauerstoffatom an einander gekettet werden.

$$\Theta_2H_4{H\Theta \atop H\Theta}\text{ Aethylenalkohol} - H_2\Theta = {\Theta_2H_4\,.\,H\Theta \atop \Theta_2H_4\,.\,H\Theta}>\Theta\text{ Diäthylenalkohol.}$$

Sollte nun in der That die Cyangruppe in den Eiweissstoffen enthalten sein, so wäre ihre Entstehung auf dem Wege möglich, dass sich aus Ammoniak- und salpetersauren Verbindungen Nitrile bildeten, welche, wie wir in §. 18 (S. 76) gesehen haben, zugleich Cyanide von Alkoholradikalen repräsentiren. Für diese Constitution des Eiweissmolecüls spräche überdies, wie Pflüger meint, die ungeheure Summe von Spannkraft, welche gerade das Cyanmolecül in sich birgt, und welche sich aus der gewaltigen Wärmemenge erschliessen lässt, die gewisse Cyanverbindungen (Cyansäure, Knallsäure und ihre Salze) bei ihrer Zersetzung entwickeln *).

2) Die Thierzelle. Die Eiweissstoffe, welche in der Pflanzenzelle als letzte Producte einer Synthese erscheinen, die in der Regel mit der Erzeugung der Kohlehydrate beginnt, bilden den Ausgangspunkt für die Metamorphosen der thierischen Zellbestandtheile. Die Thierzelle erzeugt keine Eiweisskörper. Diese, die in grosser Menge in ihre Zusammensetzung eingehen, werden von ihr theils wenig verändert aus ihrer Umgebung, den eiweisshaltigen Ernährungsflüssigkeiten, aufgenommen, theils vielleicht aus jenen leicht diffusibeln eiweissähnlichen Körpern, den Peptonen, restituirt, welche wahrscheinlich nächste Spaltungsproducte der genuinen Eiweissstoffe darstellen und so zu den letzteren in einer ähnlichen Beziehung stehen wie die Glycosen zu den gewebebildenden Kohlehydraten der Pflanze. Hiervon sowie von der Bildung einiger dem Eiweiss verwandter Stoffe, die vielleicht complexe Eiweissverbindungen sind (Mucin u. a.), abgesehen, ist die Erzeugung des zusammengesetzten gefärbten Albuminoïdkörpers, des Hämoglobin, die einzige sicher nachweisbare Synthese, die sich in der Thierzelle vollzieht. Alle übrigen Stoffmetamorphosen sind Spaltungsvorgänge, welche stets mit Sauerstoffaufnahme und Oxydation verbunden sind, wobei aber, gerade so wie in der Pflanzenzelle, einzelne sauerstoffärmere Producte zurückbleiben können, in Bezug auf welche daher der ganze Vorgang als eine Reduction erscheint. Der verbreitetste dieser Spaltungsprocesse ist die Fettbildung aus Eiweiss. Die mikroskopische Beobachtung lehrt, wie in zahlreichen Zellen durch allmälige Metamorphose des protoplasmatischen Inhaltes Fett sich ablagert. Dass hier wirklich das Fett aus einer Spaltung des Eiweisses hervorgeht, bestätigt die Untersuchung des gesammten Stoffwechsels der Thiere, welche uns zwingt, den weitaus

*) Sachs, Experimentalphysiologie der Pflanzen. A. Stutzer, Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft, IX, 1876. Boussingault, compt. rend. t. 60 u. 61, 1865. Berthelot, ann. chim. et phys. 1877, t. X. N. J. C. Müller, botanische Untersuchungen, 1872. Bert, compt. rend. 1873. Pflüger, in seinem Archiv, Bd. 10.

grössten Theil, vielleicht sogar die ganze Menge des Fettes der Gewebe aus den Eiweissstoffen der Nahrung abzuleiten. In beschränkterem Maasse findet sich neben diesem ein anderer Spaltungsprocess des Eiweisses, welcher ein Kohlehydrat, in den meisten Fällen Glycogen, als stickstofffreies Spaltungsproduct liefert. Dieser letztere Vorgang ist sicher nachgewiesen für gewisse Drüsenzellen (Leber), er findet sich aber wahrscheinlich noch weiter verbreitet, wie das Auftreten des Glycogens in andern Geweben (z. B. den Muskeln) andeutet. Neben Kohlehydrat und Fett müssen aus den Eiweisskörpern stickstoffhaltige Körper sich abspalten: diese begegnen uns in den einfacheren Amidverbindungen des Thierkörpers, Kreatin, Harnsäure, Harnstoff u. s. w. Sie sind meist sauerstoffreicher als Eiweiss, stehen aber hierin den Kohlehydraten nach, während die Fette bedeutend sauerstoffärmer sind. Es müssen demnach auch bei diesen Spaltungen im Allgemeinen Reductionen und Oxydationen neben einander hergehen. In einzelnen Fällen entstehen zunächst aus den Eiweisskörpern complexere Uebergangsproducte, in denen die Amidgruppe sich noch nicht getrennt hat, aber schon in loserer Verbindung mit dem stickstofffreien Paarling gehalten ist. Hierher gehören das Lecithin und vielleicht die gepaarten Gallensäuren.

Aus dem farblosen Protoplasma gewisser thierischer Zellen geht in Folge einer noch unerkannten Synthese das Hämoglobin hervor, welches für die weitere Metamorphose der thierischen Zellenproducte eine analoge Bedeutung gewinnt wie das Chlorophyll für die Pflanzenzelle. Während aber das letztere als ein intensives Reductionsferment wirkt, ist das Hämoglobin ein Oxydationsferment. Es bindet lose den Sauerstoff und überträgt ihn leicht an verbrennliche Substanzen. Bei dieser Uebertragung bildet sich wahrscheinlich Ozon (Θ_3) oder nascirender Sauerstoff (Θ). So werden denn theils die aus der Spaltung des thierischen Eiweisses hervorgegangenen Producte theils direct von aussen bezogene Bestandtheile der Zelle und ihrer Umgebung, Fette, Kohlehydrate und Eiweissabkömmlinge der Nahrung, verbrannt, indem sie zunächst Uebergangsproducte, flüchtige Fettsäuren, sauerstoffreichere organische Säuren, sauerstoffreiche Amidverbindungen und zuletzt Kohlensäure, Wasser und Ammoniak liefern. Wie die Chlorophyllzelle die Bildnerin, so ist daher die Hämoglobinzelle eine Zerstörerin der organischen Stoffe. Sie verwandelt die letzteren in die unorganischen Endproducte zurück, aus welchen sie in der Pflanzenzelle entstanden waren. Offenbar jedoch ist jene Wirkung des Hämoglobin eine minder specifische als die des Chlorophylls, da überall in Pflanzen- und Thierzellen auch Fermente des farblosen Protoplasmas, nur mit geringerer Energie, die nämlichen mit Oxydation verbundenen Spaltungen hervorbringen. Ihrer chemischen Natur nach sind diese Vorgänge den Fäulnissprocessen am nächsten verwandt, denen sie auch darin gleichen, dass bei ihnen neben der allerdings vorwaltenden Oxydation einfache Spaltungen und selbst Reductionsprocesse vorkommen. Endlich können aber neben diesen Zersetzungsvorgängen selbst synthetische Processe innerhalb der Thierzelle nicht fehlen, da in derselben

einzelne Stoffe gebildet werden, die eine complexere Beschaffenheit besitzen als die Nährstoffe, die sie aufnimmt. Zu ihnen gehört gerade das wichtigste Oxydationsferment des Thierleibes, das Hämoglobin.

Als die Hauptquelle des Fettgehaltes der Thierzellen betrachtete man früher, neben dem direct von aussen aufgenommenen Fett, die Kohlehydrate, welche, ähnlich wie vielfach in der Pflanze, durch einen Reductionsvorgang in Fett umgewandelt werden sollten, daher die Kohlehydrate auch geradezu Fettbildner genannt wurden; eine Fettbildung aus Eiweiss wurde entweder ganz geleugnet oder derselben nur eine secundäre Bedeutung zugestanden (Liebig). Diese Ansicht ist jetzt durch manchfache Erfahrungen vollständig in ihr Gegentheil verkehrt worden. Die Hauptbeweisgründe, auf welche gestützt wir die Spaltung des Eiweisses als die wichtigste Quelle des Gewebefettes annehmen, neben der eine directe Fettaufnahme durch die Elementartheile kaum in Betracht zu kommen scheint, sind folgende: 1) der Fleischfresser setzt bei reiner Fleischfütterung Fett an (Pettenkofer und Voit), 2) bei den milchproducirenden Thieren reicht die gesammte assimilirte Eiweiss- und Fettmenge hin, um den Gehalt der Milch an Fetten und sogar an Zucker zu decken (Voit). 3) Füttert man Thiere mit Fetten, die nicht in ihren Geweben vorkommen, z. B. Hunde mit Wallrath, so setzen sie trotzdem gewöhnliches Fett an (Ssubotin). 4) Der Fettgehalt gewisser Eier nimmt während der Entwickelung auf Kosten des Eiweissgehaltes zu (Burdach). Im gleichen Sinne lassen sich endlich noch 5) ausserhalb des lebenden Körpers vorkommende Fettbildungen aus Eiweiss anführen: hierher gehört die Bildung des Leichenwachses (Adipocire), welches eine Verbindung fester Fettsäuren mit Ammoniak darstellt, und die Zunahme des Fettgehaltes stehender Milch und des Käses auf Kosten des Caseïns (Hoppe). Letztere scheint übrigens durch Fermentorganismen bedingt zu sein. Auch die Wachsbildung der Bienen hört auf, sobald denselben die zureichende Menge eiweisshaltiger Nahrung entzogen wird (Fischer). Vergl. zu Vorstehendem die spec. Physiologie des Stoffwechsels, über das Hämoglobin als Oxydationsferment die Physiol. des Blutes.

Als die wahrscheinlichen Stoffumsetzungen der Thierzelle können wir folgende unterscheiden:

I. Synthetische Vorgänge:

1) Bildung von Hämoglobin aus Eiweiss und eisenhaltigen Mineralstoffen,
2) Bildung anderer complexer Eiweissverbindungen, Mucin u. s. w. (noch hypothetisch, vgl. §. 16),
3) Bildung von Eiweiss aus Pepton (zweifelhaft, vgl. §. 59).

II. Spaltungsprocesse.

Zunächst ist hierher die Bildung von Pepton aus Eiweiss, die unter dem Einfluss gewisser in Zellsecreten gelöster Fermente, wahrscheinlich unter Wasseraufnahme, von statten geht, zu rechnen. Als näher gekannte Spaltungsvorgänge heben wir hervor:

1) Umwandlung des Eiweisses in eine losere Amid- oder Cyanverbindung (Lecithin, gepaarte Gallensäuren u. dgl.); die Bildung des Lecithins können wir uns beispielsweise durch die folgende, natürlich durchaus hypothetische Formel veranschaulichen (wobei wir der Einfachheit halber vom Schwefelgehalt des Eiweisses absehen):

$$\bar{C}_{72}H_{122}N_{18}\Theta_{22} + P\Theta_4H_3 + 8\,H_2\Theta + 31\,\Theta = \bar{C}_{44}H_{90}NP\Theta_9 + 28\bar{C}\Theta_2 + 17NH_3.$$

Die Bildung loserer Verbindungen kann hiernach nur unter gleichzeitiger Oxydation und Bildung fortgeschrittenerer Spaltungsproducte vor sich gehen; statt des NH_3 und eines Theils der $\bar{C}\Theta_2$ werden wir natürlich zunächst das Auftreten sauerstoffhaltiger Amide und Cyanverbindungen, wie des Harnstoffs, der Harnsäure, anzunehmen haben. Uebrigens findet bei der Lecithinbildung insofern auch eine Synthese statt, als Phosphorsäure, die ohne Zweifel den mineralischen Nährstoffen entstammt, in die Verbindung aufgenommen wird.

2) Zerfall des Eiweisses in Fett und Amid- oder Cyanverbindung. Z. B.

$$2(\bar{C}_{72}H_{112}N_{18}\Theta_{22}) + 139\,\Theta = 18\,\bar{C}H_4N_2\Theta \text{ (Harnstoff)} + \bar{C}_{57}H_{110}\Theta_6 \text{ (Stearin)} + 69\,\bar{C}\Theta_2 + 21\,H_2\Theta.$$

3) Zerfall des Eiweisses in Kohlehydrat und Amid- oder Cyanverbindung. Z. B.

$$\bar{C}_{72}H_{112}N_{18}\Theta_{22} + 22\,H_2\Theta + 31\,\Theta = 9\,\bar{C}H_4N_2\Theta + 10\,\bar{C}_6H_{12}\Theta_6 + 3\,C\Theta_2.$$

Hier ist, weil die Kohlehydrate selbst hinreichend Θ enthalten, die begleitende $\bar{C}\Theta_2$-Bildung viel unbedeutender als im vorigen Fall.

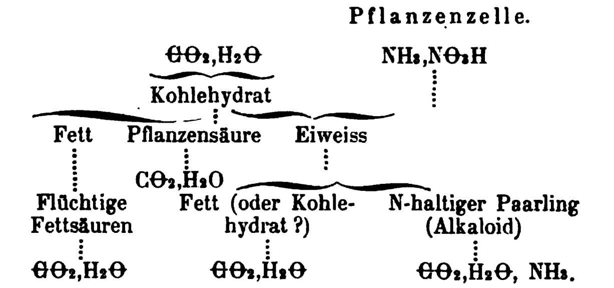
4) Oxydation der Fette: Bildung flüchtiger Fettsäuren, vgl. S. 65.

5) Oxydation der Kohlehydrate: Bildung sauerstoffreicherer Säuren (Milchsäure, Ameisensäure, Oxalsäure u. s. w.), vgl. S. 110, 4.

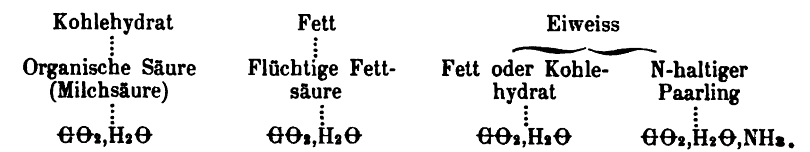
6) Umlagerung der Cyan- in Amidverbindungen mit Oxydation der letzteren. Vgl. S. 76.

Die gesammte Stoffmetamorphose in Pflanzen- und Thierzelle lässt sich durch das folgende Schema versinnlichen.

Pflanzenzelle.



Thierzelle.



Bei Betrachtung dieses Schemas fällt unmittelbar in die Augen, dass der gewöhnliche Vergleich zwischen Pflanzen- und Thierzelle, welcher der letzteren genau die umgekehrte Stoffmetamorphose zuschreibt wie der ersteren, durchaus einseitig ist. Richtig ist an dieser Betrachtungsweise nur, dass der Stoffwechsel der Thierzelle nicht mit den binären Endproducten ($\bar{C}\Theta_2,H_2\Theta,NH_3$), in welche schliesslich alle Pflanzen- und Thierstoffe zerfallen, sondern mit den zusammen-

gesetzten organischen Körpern anfängt. Von hier an ist jedoch die chemische Stoffmetamorphose in der animalischen und in der vegetabilischen Zelle im wesentlichen eine übereinstimmende; nur verläuft in der ersteren der Oxydationsprocess intensiver und schneller.

2. Kraftverbrauch und Krafterzeugung durch Elementarorganismen.

Wie die Zelle Stoffe aufnimmt und abgibt, so verbraucht und erzeugt sie Kräfte. Dieser Kraftwechsel ist an den Stoffwechsel, namentlich an die chemischen Umsetzungen der Stoffe, innig gebunden. Wir betrachten zuerst die Ursachen des Kraftverbrauchs und die Quellen der Krafterzeugung, um sodann die aus der letzteren entspringenden Bewegungserscheinungen an Elementarorganismen zu schildern.

§. 24. Ursachen des Kraftverbrauchs der Elementarorganismen und Quellen der Krafterzeugung.

1) Kraftwechsel bei chemischen Processen überhaupt. Die Bestandtheile einer chemischen Verbindung sind durch ihre Affinitätskräfte zusammengehalten. Die verbundenen Atome haben daher ein geringeres Streben als die unverbundenen, mit andern, freien Atomen Verbindungen einzugehen. Wenn aber eine Verbindung durch äussere Kräfte getrennt wird, so streben die einzelnen Atome mit ihrer vollen Affinitätskraft sich wieder zu vereinigen. Die gebundenen Elemente besitzen ferner eine grössere Tendenz andere Verbindungen einzugehen, wenn sie sich in loseren, als wenn sie sich in festeren Verbindungen befinden. So wird z. B. das lose gebundene zweite Sauerstoffatom des Wasserstoffsuperoxyds ($H_2\Theta_2$) viel leichter abgegeben, um andere Verbindungen einzugehen, als das fest gebundene Sauerstoffatom des Wassers ($H_2\Theta$).

Man bezeichnet solche Kräfte, die nur als Streben zur Bewegung vorhanden sind, als Spannkräfte oder potentielle Kräfte, solche Kräfte hingegen, die wirklich in einer Bewegung sich äussern, als lebendige oder actuelle Kräfte.

Das Streben zur Verbindung, das einem chemischen Atom innewohnt, ist sonach eine Spannkraft und zwar eine Spannkraft von wechselnder Grösse, je nachdem sich das Atom im freien oder gebundenen Zustand, in loserer oder stabilerer Verbindung befindet. Ein Atom, das aus einer Verbindung ausgeschieden wurde, hat an Streben sich zu verbinden, an chemischer Spannkraft zugenommen, während ein Atom, das aus dem freien Zustand in eine Verbindung eingetreten ist, hiedurch an Streben sich zu verbinden, an chemischer Spannkraft verloren hat. Bei jeder chemischen Trennung muss Spannkraft entstehen, ebenso beim Uebergang von Atomen aus einer festeren in eine losere Verbindung; bei jeder chemischen Ver-

bindung sowie beim Uebergang aus einer loseren in eine festere Verbindung muss dagegen Spannkraft verschwinden.

Die Trennung und die Vereinigung der Elemente bei dem Zerfall und beim Entstehen chemischer Verbindungen sind Bewegungen derselben. Bei jeder Zersetzung und bei jeder Verbindung sind also Bewegungskräfte, d. h. lebendige oder actuelle Kräfte, wirksam. Wenn sich Atome verbinden, so geschieht dies offenbar dadurch, dass ein Theil jener Kraft, die zuvor bloss als Streben zur chemischen Verbindung existirte, in wirkliche Bewegungskraft umschlägt, welche die Atome zu einander führt: bei jedem chemischen Verbindungsact geht daher ein Theil der Spannkräfte, die in den unverbundenen Elementen vorhanden waren, in lebendige Kräfte über. Diesen in lebendige Kraft übergegangenen Theil der Spannkraft hat die Verbindung verloren, das Verbindungsbestreben ist nach dem Eingehen der Verbindung genau um so viel geringer geworden, als es durch das Zusammentreten der sich anziehenden Elemente befriedigt wurde. Umgekehrt verhält es sich, wenn eine Verbindung zersetzt wird. Um ihre Bestandtheile auseinander zu reissen, wird lebendige Kraft verbraucht, und zwar genau so viel, als die getrennten Elemente an Spannkraft zunehmen, denn das Verbindungsbestreben der letzteren muss eben um so viel grösser geworden sein, als auf die Trennung der bestandenen Verbindung an Kraft verwandt worden ist. Die bewegende Kraft aber, die zur Trennung erforderlich ist, muss von aussen zugeführt werden; in den Elementen selbst existirt bloss ein Verbindungsbestreben, zur Trennung können sie nur durch aussenstehende Kräfte gezwungen werden. Hieraus folgt, dass bei jeder chemischen Verbindung lebendige Kraft frei wird, und dass bei jeder chemischen Zersetzung lebendige Kraft gebunden wird, und zwar beträgt im ersten Fall die Summe der frei werdenden lebendigen Kraft eben so viel, als Spannkraft bei der Verbindung verloren geht, im zweiten Fall die Summe der verschwindenden lebendigen Kraft eben so viel, als Spannkraft gewonnen wird.

Bei allen chemischen Verbindungen und Zersetzungen ist daher weder die Summe der lebendigen Kräfte noch die Summe der Spannkräfte constant; dagegen kann die Summe der lebendigen und Spannkräfte zusammengenommen niemals eine Aenderung erfahren. Was an lebendiger Kraft verloren wird, kommt als Spannkraft zum Vorschein, und was an Spannkraft verloren wird, erscheint als lebendige Kraft. Aehnlich lässt es bei allen Naturprocessen sich nachweisen, dass jeder Kräftewechsel nur in einem Uebergang von Spannkraft in lebendige Kraft und umgekehrt oder auch in einem Uebergang der einzelnen Formen lebendiger Kraft in einander besteht. Das Gesetz, dass Spannkraft und lebendige Kraft zusammengenommen immer constant bleiben, bezeichnet man als Gesetz der Erhaltung der Kraft.

Die Formen lebendiger Kraft, die wir kennen, sind: Massenbewegung, Licht und Wärme, Elektricität. Sämmtliche Formen lebendiger Kräfte haben die Neigung in eine einzige, in Wärme, überzugehen. Indem die Massen-

bewegung der Körper durch Reibung, Luftwiderstand verschwindet, hat sie sich in Wärme umgewandelt, indem der elektrische Strom auf seinem Weg Widerstand findet, geht er gleichfalls in Wärme über. So ist denn auch die Form der Bewegung, welche als lebendige Kraft bei der chemischen Verbindung zum Vorschein kommt, vorwiegend Wärme, zuweilen mit Lichterscheinung verbunden, und ebenso besteht die lebendige Kraft, die bei der chemischen Zersetzung verschwindet, hauptsächlich in Wärme und Licht.

Weitaus die meisten Körper sind chemische Verbindungen, d. h. die Atome derselben sind durch ihre Affinitätskräfte an andere Atome gebunden. Dies gilt selbst für die isolirten Elemente, wie Wasserstoff, Sauerstoff u. s. w., welche in ihrem freien Zustande Verbindungen gleichartiger Atome, $H.H$ oder $\Theta.\Theta$, darstellen. So lange nicht eine äussere Kraft auf die Verbindungen wirkt, ist daher keine Ursache zur Zersetzung der vorhandenen und zur Bildung neuer Verbindungen gegeben. In den meisten Fällen ist die Wärme jene äussere Kraft. Die gewöhnlichste Ursache chemischer Umsetzungen ist daher die Wärmezufuhr. Die Festigkeit, mit welcher die Atome an einander gebunden sind, misst man desshalb auch am zweckmässigsten an der zu ihrer Trennung erforderlichen Wärmezufuhr. Jede Verbindung, selbst die stabilste, kann durch Wärme zersetzt werden. Aber während die $\Theta\Theta_2$ erst bei der stärksten Glühhitze zerfällt, trennen sich die organischen Verbindungen des Kohlenstoffs im Allgemeinen schon bei sehr mässigen Temperaturgraden. Hier sind daher die Atome lose gebunden, d. h. bei der Bildung dieser Verbindungen ist nicht alle Affinitätskraft der Atome lebendig geworden, sondern ein beträchtlicher Theil ist noch als Spannkraft, als Streben zur Verbindung, vorhanden. Führt man einer solchen losen Verbindung eine Wärmemenge zu, welche der lebendigen Kraft, die beim Zusammentreten der Atome frei wurde, entspricht, so werden die Atome getrennt und erlangen somit die volle Spannkraft wieder, die ihnen im unverbundenen Zustande zukommt. Gehen sie jetzt eine neue Verbindung ein, so wandelt sich Spannkraft in lebendige Kraft um, und die letztere, die wieder in der Form von Wärme frei wird, ist um so grösser, je fester die neu eingegangene Verbindung ist. Dies ist der Vorgang bei jeder Verbrennung organischer Substanzen. Zuerst werden durch Wärmezufuhr einzelne Atome der verbrennbaren Stoffe und atmosphärische Sauerstoffatome getrennt, es erfolgt eine Verbindung unter frei werdender Wärme, letztere kann neue Atomgruppen zerlegen, so dass der einmal eingeleitete Verbrennungsprocess von selber sich fortsetzt. Die im Ganzen frei werdende Wärme ist aber gleich der Differenz derjenigen Wärmemenge, die zur Trennung der organischen Verbindungen verbraucht wurde, und derjenigen, die durch Zusammentreten der Atome zu festeren Verbindungen frei wurde. Treten dagegen die Atome, nachdem sie durch äussere Kräfte getrennt sind, nicht in festere, sondern in losere Verbindungen als bisher, so geht natürlich mehr lebendige Kraft verloren als wieder frei wird, es erfolgt eine Zersetzung, bei der eine gewisse Wärmemenge verbraucht wird, die nun in den neu gebildeten Verbindungen für künftige Verbrennungen als Spannkraft disponibel bleibt. Die Grösse der in einer Verbindung vorhandenen Spannkraft ist, wie man sieht, nur von der Festigkeit, mit welcher die Atome derselben an einander gebunden sind, nicht aber von der Sättigung abhängig. Eine Verbindung ist gesättigt, wenn jede Affinitätseinheit in ihr durch eine andere Affinitätseinheit festgehalten wird. Die Innigkeit aber,

mit welcher die Atome an einander gebunden sind, kann dabei eine sehr verschiedene sein, sie ist im Allgemeinen um so geringer, je complexer die Verbindung ist. So sind z. B. der gewöhnliche Sauerstoff, Ɵ''.Ɵ'', und das Ozon, Ɵ''.Ɵ''.Ɵ'', beide gesättigt, aber der gewöhnliche Sauerstoff ist die festere Verbindung, weil in ihm jedes Ɵ-Atom durch die zwei Affinitäten des andern Atoms gehalten ist, während in dem Ozon jede einzelne Affinität wieder mit einem andern Atom zusammenhängt. Es ist darum begreiflich, dass solche mehrgliedrige Verbindungen leichter durch äussere Kräfte, z. B. durch Wärme, getrennt werden können.

Die Grösse der in einer Verbindung enthaltenen Spannkraft lässt sich nach der lebendigen Kraft bemessen, welche sie in der Gestalt von Wärme durch ihre Verbrennung zu liefern vermag. Bezeichnet man diejenige Wärmemenge, die erfordert wird, damit 1 Grm. Wasser um 1° C. erwärmt werde, als eine Wärmeeinheit, so liefert 1 Grm. Kohle etwa 8000, 1 Grm. Wasserstoff 34000 Wärmeeinheiten. Diese Zahlen verändern sich nun aber ausserordentlich, wenn der Kohlenstoff und Wasserstoff mit einander und mit andern Elementen verbunden sind. Hier kann je nach der Festigkeit der Verbindung die auf 1 Grm. Kohlenstoff oder Wasserstoff frei werdende Wärmemenge kleiner oder grösser sein. Erschöpfende Feststellungen über die Beziehung zwischen der Constitution der Verbindungen und ihrer Spannkraftmenge existiren bis jetzt nicht. Nur folgende Sätze lassen sich aus den Untersuchungen von Berthelot ableiten:

1) Wenn reine Kohle zu $ȻƟ_2$ oxydirt wird, so ist die erzeugte Verbrennungswärme geringer, als wenn durch die gleiche Ɵ-Menge ȻƟ oder Verbindungen von Ȼ, H und Ɵ zu $ȻƟ_2$ und $H_2Ɵ$ verbrannt werden. So liefert das Molecül $Ɵ_2 = 32$ Grm. (1 H = 1 Grm. genommen)

mit Ȼ zu $ȻƟ_2$	94000	W.E.
mit $Ȼ_2Ɵ_2$ zu $Ȼ_2Ɵ_4$	138000	„
mit H_4 zu $H_4Ɵ_2$	138000	„
mit $Ȼ_2H_4Ɵ_4$ (Ameisens.) zu $H_4Ɵ_2 + Ȼ_2Ɵ_4$	192000	„
mit $Ȼ_4H_4Ɵ_8$ (Oxals.) zu $H_4Ɵ_2 + Ȼ_4Ɵ_8$.	108000	„
mit einer fetten Säure (Stearins.) u. s. w.	106000	„

Diese Thatsache lässt sich nur dann erklären, wenn man annimmt, dass die reine Kohle, ebenso wie die gasförmigen Elemente $H_2, Ɵ_2$, eine Verbindung gleichartiger Atome, und zwar, im Vergleich mit dem Wasserstoff und den organischen Verbindungen des Kohlenstoffs, eine relativ feste Verbindung darstellt.

(Ȼ^IV . Ȼ^IV oder Ȼ''''.Ȼ''''.Ȼ'''' oder Ȼ''''.Ȼ''''.Ȼ''''.Ȼ'''' u. s. w.)

2) Gleiche Gewichtsmengen verbrennlicher Substanz liefern um so grössere Wärmemengen, je höher das Atomgewicht der Verbindung ist. So liefern z. B. die Fette mehr Wärme als der Zucker, der Alkohol u. s. w. Dies erklärt sich daraus, dass die höheratomigen Verbindungen reducirtere Körper darstellen, dass also auch bei ihrer Entstehung mehr lebendige Kraft verbraucht worden ist. Hält man diese Regel mit den unter 1 für verschiedene Substanzen bei gleicher Ɵ-Zufuhr erhaltenen Wärmemengen zusammen, so ergibt sich, dass die hoch-

atomigen Stoffe, wie die Fette, zwar auf die Gewichtseinheit ihrer Substanz mehr Wärme liefern, dass sie aber auf das gleiche Gewicht verbrauchten Sauerstoffs weniger Wärme liefern als die einfacheren organischen Verbindungen wie Zucker, Alkohol, Ameisensäure u. dgl. Der hohe Verbrennungswerth der Fette wird also bei den andern verbrennlichen Stoffen dadurch einigermassen ausgeglichen, dass sie im Verhältniss zu der Zahl ihrer verbrennlichen Atome mehr Wärme liefern.

3) Dagegen entwickeln bei homologen Verbindungen gleiche Gewichtsmengen Θ, wenn sie zur vollständigen Verbrennung der Verbindungen in $\mathrm{C}\Theta_2$ und $H_2\Theta$ verwendet werden, gleiche Wärmemengen. So ist die Wärmemenge, welche die fetten Säuren ($\mathrm{C}_n H_{2n} \Theta_2$) bei der Verbrennung mit 16 Grm. (= 1 Atom) Θ entwickeln, nahezu gleich der constanten Zahl 52000. Dieses Gesetz hat darin seinen Grund, dass in homologen Verbindungen die Atome der einzelnen Glieder, also in der Fettsäurereihe die Atome der einzelnen Gruppen $\mathrm{C}H_2$, mit gleicher Festigkeit an einander gebunden sind. Wenn durch Θ die gleichen Mengen $\mathrm{C}\Theta_2$ und $H_2\Theta$ daraus abgespalten werden, so wird daher auch immer die nämliche Summe lebendiger Kraft frei.

Bei den ohne Sauerstoffaufnahme erfolgenden Spaltungen zusammengesetzter Verbindungen in einfachere wird im Allgemeinen einerseits lebendige Kraft zur Trennung der Atome verbraucht, anderseits aber auch solche erzeugt, indem alsbald die Atome sich zu neuen Verbindungen zusammenordnen. In der Regel wird auch in diesen Fällen mehr Wärme frei als gebunden, weil die neu geschlossenen Verbindungen fester als die gespaltenen zu sein pflegen *).

2) Kraftwechsel der Pflanzenzelle. Die chlorophyllhaltige Pflanzenzelle führt die stabilen Sauerstoffverbindungen des Kohlen- und Wasserstoffs, Kohlensäure und Wasser, unter Abscheidung freien Sauerstoffs in losere organische Verbindungen, Stärke, seltener Glycose oder Fett, über. Sie gibt also den Atomen dieser Verbindungen einen Theil der Spannkräfte zurück, welche sie bei ihrer einstigen Verbrennung zu Kohlensäure und Wasser durch Transformation in lebendige Kraft, in Wärme, verloren hatten. Hierzu bedarf die Chlorophyllzelle äusserer lebendiger Kräfte, die in der Form des Lichtes ihr zugeführt werden. Aus diesem Grunde ist die Lichtbestrahlung unerlässlich für die chemische Arbeit des Chlorophylls: die ganze Summe von Spannkraft, welche die Atome wiedergewinnen, muss ihnen in den Aetherschwingungen des Lichtes zugeführt werden. Wir können daher den Kraftwechsel der Chlorophyllzelle einfach auch als eine Umwandlung von lebendiger Kraft des Sonnenlichts in chemische Spannkraft organischer Verbindungen auffassen.

Verwickelter gestaltet sich der Kraftwechsel der chlorophyllfreien Pflanzenzelle. Auch in ihr vollziehen sich Reductionsvorgänge, welche einen Verbrauch lebendiger Kraft voraussetzen: dahin gehört vor allem die Erzeugung von Fett aus Kohlehydraten und die Synthese von Eiweisskörpern aus Kohle-

*) Berthelot, journal de l'anat. et de la physiol. 1865.

hydraten und unorganischen Stickstoffverbindungen; auch die Bildung von höheratomigen Kohlehydraten (Cellulose, Stärke) aus Glycose fällt in dieselbe Classe. Diese Synthesen unterscheiden sich jedoch von der Wirkung des Chlorophylls wesentlich dadurch, dass die dabei erzeugten Spannkräfte nicht durch äussere lebendige Kräfte geliefert werden, sondern die chlorophyllfreie Zelle muss die lebendige Kraft, deren sie zur Anhäufung der von ihr erzeugten Spannkräfte bedarf, selbst hervorbringen. Dies geschieht durch die Oxydationsvorgänge, welche, wie wir gesehen haben, stets mit den Reductionsprocessen des farblosen Protoplasmas verbunden sind, und welche in der Ausscheidung der Verbrennungsproducte Kohlensäure und Wasser sich kundgeben. So geht schon neben der Synthese der Glycosen zu complexeren Kohlehydraten eine Verbrennung einher, indem Wasser ausgeschieden wird, in welchem die Atome H und Θ fester an einander gebunden sind, bei dessen Entstehung also Spannkraft in lebendige Kraft transformirt wird. Um vollends die Bildung von Fett oder von Eiweisskörpern aus oxydirteren Verbindungen ohne gleichzeitige Sauerstoffabscheidung begreiflich zu machen, muss stets neben der Wasserausscheidung eine mehr oder weniger reichliche Verbrennung loser gebundenen Kohlenstoffs zu Kohlensäure vorausgesetzt werden. Es ist wahrscheinlich, dass in den meisten Fällen die so mit der einzelnen Synthese verbundene Oxydation eine hinreichende Menge von Kraft liefert, um die Spannkraft der entstandenen Reductionsproducte zu bestreiten. Dazu kommt aber, dass daneben in der Pflanzenzelle reine Oxydationen vor sich gehen, wie die Bildung von Pflanzensäuren aus Kohlehydraten, von flüchtigen aus festen Fettsäuren, die Spaltung und Oxydation der Eiweisskörper u. s. w., Vorgänge, die eine Summe lebendiger Kraft liefern, von der ein Theil ebenfalls möglicher Weise wieder in der Form von Spannkraft gebunden werden kann. Im Ganzen überwiegen in der chlorophyllfreien Zelle diejenigen Processe, welche lebendige Kraft liefern, über diejenigen, durch welche sie verbraucht wird: an jeder Zelle beobachtet man daher eine Entwicklung von Wärme, welche theils unmittelbar als Wärme ausstrahlt, theils aber durch Verdunstung wieder verbraucht wird. Ein kleinerer Theil der lebendigen Kraft wird vor seinem Uebergang in Wärme in mechanische Bewegung, nämlich in die unten zu besprechenden Formen der Protoplasmabewegungen, transformirt. Die ganze so gelieferte Wärme geht für den Krafthaushalt der Zelle verloren. Durch die von dem farblosen Protoplasma ausgehenden chemischen Umsetzungen wird daher ein kleiner Theil der Spannkraft, welche durch die Wirkung des Chlorophylls angehäuft wurde, wieder in lebendige Kraft zurückverwandelt.

Jene selbständigen Elementarorganismen, welche kein Chlorophyll erzeugen, z. B. die Fermentorganismen, gleichen in Bezug auf ihren Kraftwechsel vollständig der chlorophyllfreien Pflanzenzelle. Wie in ihrer Stofferzeugung, so sind sie auch in ihrer Krafterzeugung auf die Chlorophyllorganismen angewiesen. Die Spannkräfte, die sie in der Form von Eiweiss, Fetten und Cellulose durch

Reduction sauerstoffreicherer Kohlehydrate anhäufen, müssen auch bei ihnen durch die begleitenden Oxydationsprocesse gedeckt werden, und die letzteren liefern immer einen Ueberschuss lebendiger Kraft in Gestalt von Wärme.

3) Kraftwechsel thierischer Elementarorganismen. Die thierische Zelle nimmt unmittelbar sehr zusammengesetzte Stoffe, Eiweiss, Fette, Kohlehydrate, von aussen auf, in welchen eine hohe Summe chemischer Spannkraft enthalten ist. Indem sie dieselben unter Sauerstoffaufnahme in einfachere Spaltungsproducte, schliesslich in CO_2, H_2O, NH_3, zersetzt, transformirt sie ihre Spannkräfte in lebendige Kräfte, welche theils als Wärme, theils zunächst als Bewegungen des protoplasmatischen Zelleninhaltes oder seiner Fortsätze (Flimmerhaare) und contractilen Umwandlungsproducte (Muskelelemente) frei werden. In Rückverwandlung von Spannkräften organischer Verbindungen in lebendige Kraft der Wärme und mechanischen Bewegung besteht daher die Hauptrichtung des Kraftwechsels der thierischen Zelle. Im Allgemeinen stimmt dieser Kraftwechsel überein mit demjenigen der chlorophyllfreien Pflanzenzelle. Er unterscheidet sich aber durch seine grössere Intensität. Dies hängt damit zusammen, dass umgekehrte Processe, solche, bei denen lebendige Kraft verbraucht und Spannkraft angehäuft wird, zwar auch in der Thierzelle nicht fehlen, aber doch ungleich mehr zurücktreten. Sie beschränken sich hier theils auf die Bildung complexer Albuminoïde (Hämoglobine), theils auf die (zudem noch zweifelhafte) Restitution genuiner Eiweisskörper aus Peptonen; bedeutende Spannkräfte werden ausserdem in den gebildeten Fetten aufgespeichert. Alle diese Processe sind mit Oxydationen und Spaltungen verbunden, welche leicht den Betrag der entstandenen Spannkräfte decken.

Ein wesentlicher Antheil an der grösseren Intensität der thierischen Krafterzeugung kommt dem Hämoglobin zu, vermöge seiner Eigenschaft Sauerstoff aufzunehmen und an oxydable Körper seiner Umgebung zu übertragen. Man darf daher vermuthen, dass nicht bloss in dem Inneren der thierischen Elementarorganismen, sondern auch in den von ihnen ausgeschiedenen, in die Blutbahn diffundirten Flüssigkeiten Krafterzeugung in der Form von Wärmebildung stattfindet. Nur die mechanische Bewegung ist ausschliesslich an den Inhalt gewisser Zellen gebunden. Es ist darum vielleicht von hoher Bedeutung, dass die vorzugsweise mit mechanischer Kraftleistung begabten Elementartheile, die Muskelzellen, aufgelöstes Hämoglobin enthalten.

Die obigen Betrachtungen lassen erst die volle Wichtigkeit jener Oxydationen erkennen, die wir als stete Begleiter der an das farblose Protoplasma gebundenen Reductionsvorgänge angetroffen haben (§. 23). Alle chlorophyllfreien Elementargebilde empfangen die lebendige Kraft, welche sie zu den bei solchen Reductionen sich anhäufenden Spannkräften nöthig haben, nicht von aussen, sondern dieselbe muss ihnen durch die gleichzeitige Oxydation geliefert werden. Dem entspricht, dass die letztere um so stärker ist, je mehr Spannkräfte bei dem

Reductionsprocess erzeugt werden. So ist z. B. bei der Fettbildung aus Eiweiss die nebenbei erforderliche Kohlensäurebildung um vieles grösser als beim Zerfall des Eiweisses in Kohlehydrat und Amidverbindung (S. 118); das Fett hat aber auch einen ungleich höheren Verbrennungswerth als das Kohlehydrat, d. h. es ist mehr Spannkraft in ihm angehäuft, beziehungsweise mehr lebendige Kraft bei seiner Bildung verbraucht worden.

§. 25. Bewegungserscheinungen an Elementarorganismen.

Die pflanzliche und thierische Zelle zeigt in vielen Fällen Bewegungserscheinungen, die oft in Folge nachweisbarer äusserer Ursachen, wie Berührung, Erwärmung, chemischer Einwirkungen u. s. w., oft aber auch ohne solche, anscheinend spontan eintreten. Wir können zwei Classen dieser Bewegungen unterscheiden, nämlich 1) Bewegungen, die durch eine wechselnde Quellung der Zellen und die von derselben abhängende Spannung der Zellmembranen bewirkt werden, und 2) solche Bewegungen, die unmittelbar an das Protoplasma der Elementarorganismen gebunden sind. Zu dieser zweiten Classe rechnen wir auch die Muskelbewegungen, welche als Contractionserscheinungen einer aus dem Protoplasmainhalt animalischer Zellen hervorgegangenen organisirten Substanz aufgefasst werden können.

I. Bewegungen durch Quellung der Zellen. Diese Bewegungen gehören vorzugsweise dem Pflanzenreich an. Es gehören hierher die Tag- und Nachtbewegung der Blätter und Blüthentheile zahlreicher Pflanzen, die Krümmung gegen die Lichtquelle oder von derselben hinweg (positiver und negativer Heliotropismus), endlich das Streben nach dem Mittelpunkt der Erde (Geotropismus). Auch die regelmässigen Bewegungen gewisser Algen (Diatomeen, Desmidiaceen, Oscillatorien) sowie die Reizbewegungen vieler Pflanzentheile, wie z. B. der Blattstengel der Mimose, der Blätter der Dionaea muscipula (Venusfliegenfalle), der Staubfäden der Cynareen, rühren von einem Wechsel in der Imbibition gewisser Zellen her. Bei der Mimosa pudica ist die untere Seite des Blattgelenkwulstes, deren Zellen mit zarteren Membranen versehen sind, der reizbare Theil. Bei der Berührung derselben strömt der Zellsaft in die dickwandigeren Zellen der oberen Seite aus, deren Spannung dadurch zunimmt, während die Zellen der unteren, gereizten Hälfte erschlaffen: die Reizbewegung besteht daher in einem Sinken des Blattstengels. Bei der Dionaea muscipula ist die obere Blattfläche der reizbare Theil, aus welchem bei der Berührung Flüssigkeit in die Zellen der unteren Blattfläche ausströmt, wodurch die letztere eine active Streckung erfährt, während die erstere erschlafft und daher das Blatt sich schliesst. Ohne Zweifel bildet der durch die Strömungen des Zellsaftes sowohl wie des Protoplasmas bewirkte Turgor der Zellen überall eine wichtige Bedingung des Wachsthums der Pflanzen, indem eine durch die Spannung des Inhalts bewirkte Streckung der Zellen stets den weiteren Erscheinungen der Sprossung und Theilung vorangeht.

Die Reizbewegungen der Mimosa pudica hat zuerst Brücke auf die wechselnde Imbibition der verschiedenen Theile des Gelenkwulstes zurückgeführt. Seine Versuche sind namentlich von W. Pfeffer bestätigt und auf andere reizbare Pflanzentheile übertragen worden. An den Blättern der Dionaea muscipula ist von Darwin eine doppelte Reizbewegung nachgewiesen worden: eine mechanische, die auf rein mechanische Reize geschieht, und die, wenn das Blatt nach Verlauf mehrerer Stunden wieder erschlafft ist, beliebig oft sich wiederholen kann, und eine chemische, welche sich ereignet, wenn thierische Substanzen, z. B. Insekten, mit dem Blatt in dauernde Berührung kommen. Bei der letzteren wird zugleich ein Secret von der Blattfläche abgesondert, durch welches die thierischen Substanzen verdaut und resorbirt werden. Das Blatt schliesst sich dabei viel langsamer (erst im Verlauf von 1—2 Tagen) und geht, wie Munk bemerkt hat, stets in Folge der Resorption zu Grunde. Da das Parenchym des Dionaea-Blattes elektromotorische Wirkungen zeigt, welche denen des Muskels analog sind (s. §. 95), so vermuthete Sanderson, auch die Reizbewegung sei ein der Muskelzuckung analoger Vorgang, und er glaubte hiefür in einer bei der Reizung eintretenden negativen Schwankung des Blattstromas eine Bestätigung zu finden. Doch stehen über diesen Punkt die Angaben der verschiedenen Beobachter mit einander in Widerspruch. H. Munk fand, dass im Moment der Reizung nur an der oberen Blattfläche eine negative, an der unteren dagegen eine positive Schwankung auftritt. Sanderson und Page dagegen behaupten, dass die negative Schwankung an der unteren Blattfläche sogar stärker ist als an der oberen. Nur so viel steht fest, dass diese elektrischen Veränderungen sehr rasch verlaufen und schon vorübergegangen sind, wenn die sehr langsam erfolgende Reizbewegung erst beginnt*).

II. Bewegungen des Protoplasmas und verwandter Substanzen. Wir unterscheiden Bewegungserscheinungen 1) am eigentlichen Protoplasma (Protoplasmabewegungen im engeren Sinne), 2) an protoplasmatischen Fortsätzen der Zellen (Flimmerbewegungen), und 3) an organisirten contractilen Substanzen, welche in gewissen animalischen Zellen aus einer Metamorphose des ursprünglichen Protoplasmainhaltes hervorgehen (Muskelbewegungen).

1) Protoplasmabewegungen. a) In Zellen eingeschlossenes Protoplasma. In allen jugendlichen lebenden Pflanzenzellen ist der protoplasmatische Inhalt in Bewegung begriffen. In den meisten Pflanzenzellen ist diese Bewegung eine vorübergehende Erscheinung, da das Protoplasma gewöhnlich bald verschwindet. Nur zuweilen erhält sie sich mit dem Protoplasma auch in der erwachsenen Zelle, z. B. in den Brennhaaren der Nesseln, in den Haaren der Kürbisarten, in manchen Blattzellen u. s. w.

---

*) Brücke, Müller's Archiv, 1848. W. Pfeffer, physiologische Untersuchungen, 1873. Hugo de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellenstreckung, 1877. Darwin, insektenfressende Pflanzen. A. d. Engl. von J. V. Carus, 1876. H. Munk, Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv, 1876. Sanderson and Page, proceedings of the royal society, vol. 25.

Die Bewegung des Protoplasmas wird deutlicher, wenn dasselbe schon an Masse abgenommen hat und nicht mehr den ganzen Inhalt der Zelle erfüllt. Es bleibt dann meistens noch in dickerer Schichte an der Innenfläche der Cellulosewand angehäuft, und nur einzelne Fäden, die theils sich verästeln, theils mit einander anastomosiren, setzen sich in die Zellhöhle fort. Die Bewegung ist eine doppelte: erstens eine Bewegung der hyalinen Grundsubstanz des Protoplasmas, und zweitens eine Bewegung der feinen theils aus Fett, theils wahrscheinlich aus Amylum bestehenden Körnchen, welche in der Grundsubstanz eingebettet liegen. Dass die Grundsubstanz sich bewegt, und dass nicht bloss die Körnchen in Bewegung begriffen sind, beweisen die Formveränderungen, die jene erfährt. Man beobachtet zu-

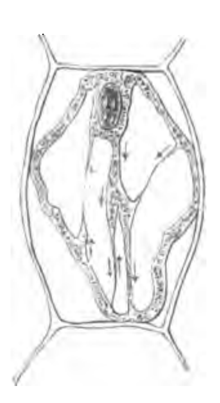


Fig. 10. Zelle aus einem Staubfadenhaar von Tradescantia virginica: durch die Pfeile wird die Richtung der Protoplasmabewegung angedeutet.

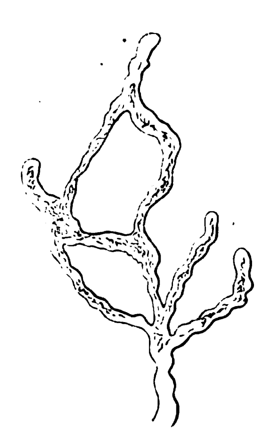


Fig. 11. Plasmodium von Aethalium septicum (Lohblüthe).

weilen, dass einzelne Fäden des Protoplasmas sich verdicken oder dünner werden, oder dass gar aus einem Faden ein neuer hervortritt, der sich oft noch weiter verästelt. Die Körnchenbewegungen gehen scheinbar ziemlich unabhängig von diesen Bewegungen der Grundsubstanz vor sich. Die Körnchen bewegen sich zuweilen mit ungleicher Geschwindigkeit, zuweilen in entgegengesetzter Richtung. Häufig findet man neben der fortschreitenden eine schwingende Molecularbewegung derselben.

Das thierische Protoplasma zeigt im jugendlichen Zustande der Zellen meistens ähnliche Bewegungen. Da aber hier oft die Membranen fehlen oder eine sehr weiche Beschaffenheit besitzen, so äussern sich die Protoplasmabewegungen meistens in Gestaltänderungen der ganzen Zelle, so dass sie von den Bewegungen des freien Protoplasmas nicht zu unterscheiden sind. Manchmal ist das Protoplasma selbst in Ruhe, aber die in ihm enthaltenen Körnchen sind in lebhaften Molecularbewegungen.

b) Freies Protoplasma. Hüllenloses Protoplasma kommt zuweilen als ausgetretener Zelleninhalt vor, welcher Zellmembranen durchbrochen hat. Aus solchem bestehen z. B. die sogenannten Plasmodien der Myxomyceten, meist baumförmig verzweigte Fortsätze, an denen man gleichzeitig eine ziemlich rasche Körnchenbewegung und langsamere Gestaltveränderungen der ganzen Protoplasmamasse beobachtet. Aehnlich verhält sich das Protoplasma jener Organismen, welche aus einfachen oder mit einander verschmolzenen membranlosen Zellen zusammengesetzt sind, wie der Moneren, Rhizopoden, Polypen, Quallen, Infusorien. Die Contractionen des Protoplasmas, das man in diesem Fall als Sarkode bezeichnet hat, vermitteln hier häufig die Ortsbewegung und betheiligen sich gleichzeitig an dem mechanischen Stoffwechsel. Da der ganze Leib der Moneren und Rhizopoden aus beweglichem Protoplasma besteht, so besitzen dieselben kaum eine feste Leibesform. Abwechselnd strecken sie Protoplasmafortsätze nach aussen und ziehen diese wieder in die Leibesmasse zurück. Manchmal können einzelne der Fortsätze, als sogenannte Scheinfüsse (Pseudopodien), mit einander verschmelzen; doch verschmelzen meistens nur solche, die dem nämlichen Thier angehören. Wie am Protoplasma der Pflanzenzelle, unterscheidet man auch hier eine homogene Grundsubstanz und zahlreiche wahrscheinlich fetthaltige Körnchen, welche sich theils mit der Grundsubstanz bewegen, theils eigene Molecularbewegungen ausführen. In den meisten Fällen bedeckt eine festere hyaline Grenzschichte das körnerreiche Innere, manchmal aber ist das letztere auch aussen auf den festeren hyalinen Kern aufgelagert. Während bei den Moneren und Rhizopoden beide Substanzen noch wenig sich in ihrer Consistenz unterscheiden, wird die hyaline Grenzschicht bei den übrigen Amorphozoen, namentlich bei den Infusorien und Polypen, zu einer hautartigen Körperbedeckung.

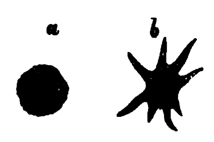


Fig. 12. Gestaltänderungen einer Amöbe. a contrahirter Zustand, b ausgestreckte Pseudopodien.

Von den Zellen, welche den Leib der höheren Thiere zusammensetzen, zeigen viele fortwährend und wahrscheinlich alle auf einer gewissen Entwicklungsstufe ähnliche Bewegungserscheinungen. So der Dotter des befruchteten Säugethiereies, Drüsen-, Bindegewebszellen u. s. w. Die farblosen Zellen des Blutes und der Lymphe, die ihnen gleichenden Eiter- und Schleimkörperchen, erfahren langsam geschehende Formänderungen, die mit denjenigen einer Amöbe (Fig. 12) die grösste Aehnlichkeit haben. Im Bindegewebe und in der Hornhaut kommen zwei Arten contractiler Zellen vor, grössere feststehende, an welchen nur geringe Formänderungen zu beobachten sind, und kleinere Wanderzellen, welche neben Formänderungen Ortsbewegungen ausführen. Die letzteren gleichen vollständig den amöboiden Zellen und Cytoden der Ernährungsflüssigkeiten.

In ihrem Verhalten gegenüber den verschiedensten physikalischen

und chemischen Einwirkungen zeigen das pflanzliche und thierische Protoplasma die grösste Verwandtschaft. Schwankungen der Temperatur, Lichtbestrahlung, mechanische Erschütterungen und Elektricität sind auf die Protoplasmabewegungen von Einfluss. Vor Allem sind dieselben nur zwischen gewissen Grenzen der Temperatur möglich. Das Temperaturmaximum liegt, je nach Species oder Individualität der Pflanze oder des Thieres, zwischen 35 und 45° C., das Temperaturminimum zwischen 10 und 15° C., geht aber bei manchen Pflanzen noch tiefer herab. Eine über eine mittlere Temperatur von etwa 20° C. erhöhte Wärme bewirkt zunächst Beschleunigung der Körnchenbewegung, wobei diese sich auf mehr als das doppelte ihrer Geschwindigkeit steigern kann, bei noch weiterer Erhöhung der Temperatur nimmt dann die Bewegung wieder ab und hört endlich bei 43 bis 48° C. gänzlich auf, indem das ganze Protoplasma unter Gerinnungserscheinungen in Ruhe kommt. Schon bevor der Stillstand der Körnchenbewegung erfolgt, bei 35 bis 38° C., ziehen die Rhizopoden ihre Scheinfüsse zurück und kugeln sich zusammen (Wärmestarre). In Folge von Erniedrigung der Temperatur nimmt die Geschwindigkeit der Körnchenbewegung ab, es erfolgt dann auch hier Stillstand der Bewegung und Zusammenballung des Protoplasmas (Kältestarre), bei Wiedererwärmung stellt sich die Bewegung wieder her, erst länger dauernde Abkühlung unter 0° hat bleibendes Absterben zur Folge.

Bei gewöhnlicher Temperatur ist die Bewegung des Protoplasmas eine sehr langsame. Sie beträgt bei den Pflanzen nach H. Mohl, wenn sie schnell ist, $^1/_{250}$—$^1/_{350}$ mm in der Secunde, oft sinkt sie aber auch bis auf $^1/_{500}$ mm und darunter. Im thierischen Protoplasma hat die Bewegung meistens eine grössere Geschwindigkeit, dagegen kann sie durch Erhöhung der Temperatur weniger gesteigert werden, so dass die überhaupt erreichbare Grenzgeschwindigkeit bei Thieren und Pflanzen nahezu die nämliche, ungefähr $^1/_{120}$ mm in einer Secunde, ist. Der Körper der Rhizopoden stirbt bei minder hoher Temperatur ab, als das Protoplasma der Pflanzenzellen, ersterer schon bei 43°, letzteres erst bei 45° C.

Schwache elektrische Ströme bewirken nur vorübergehende Verlangsamung der Körnchenbewegung, stärkere Ströme heben die Bewegung unter ähnlichen Erscheinungen auf, wie sie bei der Einwirkung hoher Temperaturgrade eintreten. Die Körnchenbewegung wird sistirt, die Protoplasmafäden der Pflanzenzelle werden varicös, die Scheinfüsse der Rhizopoden ziehen sich zurück, und alles freie Protoplasma nimmt mehr oder weniger die Kugelform an. Nach mässigeren Stromstössen beginnen die Bewegungen in kurzer Zeit wieder; sehr starke Ströme dagegen vernichten die Contractilität für immer.

Die meisten chemischen Agentien wirken störend oder selbst zerstörend auf die Bewegung. In destillirtem Wasser zerfliessen die Protoplasmafäden. In verdünnten Säuren und Alkalien erstarrt das Protoplasma, indem seine Bewegung plötzlich gehemmt wird; in concentrirteren Säuren

wird die Substanz theilweise gelöst, theilweise schrumpft sie, in concentrirten Alkalien löst sie sich.

Auf die Eigenschaften des Protoplasmas ist man zuerst an den ganz aus denselben bestehenden niederen Organismen, deren Leibessubstanz Dujardin als Sarkode bezeichnete, aufmerksam geworden. Die Analogie der Protoplasmabewegungen der Pflanzenzelle mit den Bewegungen der Sarkode hat zuerst Unger hervorgehoben. Dass beide nicht bloss in ihrer äussern Erscheinung, sondern auch in ihrem Verhalten gegen physikalische und chemische Agentien übereinstimmen, hat hauptsächlich M. Schultze gezeigt. Nicht so einig wie über die Uebereinstimmung der verschiedenen Arten von Protoplasma sind die einzelnen Beobachter über die Beschaffenheit der Bewegungen selbst, insbesondere über das Verhältniss der Körnchenbewegung zur Bewegung der Grundsubstanz. Darüber ist wohl kein Zweifel, dass die Körnchenbewegung als eine schnellere und unregelmässigere von der langsam kriechenden Bewegung der Grundsubstanz zu unterscheiden sei. Nichts desto weniger liegt hierin noch kein Grund mit Brücke anzunehmen, die Körnchen seien in einer selbst nicht contractionsfähigen Flüssigkeit suspendirt, welche erst von dem äusseren contractilen Protoplasmaschlauch umhüllt werde. Gegen die Ansicht Schultze's, wonach die Bewegung der Körnchen diesen nur von der contractilen Grundsubstanz mitgetheilt sei, spricht das Vorkommen von Körnchenbewegungen ohne Formänderungen des Protoplasmas, wie es z. B. häufig in den Speichelkörperchen beobachtet wird. Wir haben daher wohl im Allgemeinen zweierlei Bewegungen zu unterscheiden: erstens langsame Formänderungen der hyalinen Grundsubstanz, welche natürlich auch auf die Körnchen sich übertragen und namentlich die fortschreitende Bewegung der letzteren verursachen, zweitens selbständige Bewegungen der Körnchen, welche wahrscheinlich mit den Molecularbewegungen, die an allen sehr kleinen in Flüssigkeiten suspendirten Theilchen vorkommen, identisch und durch den Aggregatzustand der Flüssigkeiten bedingt sind. So erhalten, wie Wiener und Exner bemerkt haben, Tuschekörnchen, in Wasser vertheilt und luftdicht zwischen Glasplatten eingeschlossen, Monate lang ihre Molecularbewegungen; durch Wärme werden dieselben beschleunigt. In sehr zähen Flüssigkeiten, z. B. Eiweiss, Gummi, sind die Bewegungen schwach oder fehlen gänzlich. Die in pflanzlichen und thierischen Elementartheilen (Protoplasma der Pflanzenzellen, Speichel- und Lymphkörperchen u. s. w.) vorkommenden Molecularbewegungen erlöschen zwar zuweilen einige Zeit nach dem Absterben. Dies hat aber wahrscheinlich nur in physikalischen Veränderungen des Protoplasmas seinen Grund, welche die Bewegung hindern*).

2) Flimmerbewegungen. Zuweilen besitzt die pflanzliche oder thierische Zelle auf ihrer äusseren Oberfläche feine haarförmige Fortsätze aus Protoplasmasubstanz, Flimmerhaare (Cilien), die während des

---

*) Brücke, Wiener Sitzungsber. 1862. Schultze, das Protoplasma, 1863. Kühne, das Protoplasma, 1864. Hofmeister, physiologische Botanik, 1. Lieberkühn, Bewegungserscheinungen der Zellen, 1870. Strasburger, das Protoplasma, 1876. Wiener, Poggendorff's Annalen, 1863. Exner, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 56.

Lebens entweder fortwährend oder zeitweise in schwingenden Bewegungen begriffen sind.

Im Thierreich ist das Phänomen der Flimmerbewegung ein sehr verbreitetes, im Pflanzenreich kennen wir es nur an den Schwärmsporen vieler Algen und Pilze und den Spermatozoiden der höheren Kryptogamen. Bei den höheren Thieren finden sich die Cilien als Auswüchse besonderer Epithelzellen, der Flimmerephitelzellen. Es sind dies Zellen von mehr oder weniger cylindrischer Form, die auf ihrer breiten, nicht festsitzenden Seite keinen hornigen Ueberzug besitzen, sondern bloss durch eine verdichtete Protoplasmaschichte, welche sich in die Cilien fortsetzt, geschlossen sind. Die Flimmerepithelien kommen bei allen Wirbelthieren und vielen Wirbellosen vor. Bei den Wirbelthieren sind mit denselben namentlich die Schleimhäute der Respirationswege, zuweilen auch des Darms, ferner die Schleimhäute der innern weiblichen Genitalien, die Oberflächen der im centralen Nervensystem befindlichen Höhlungen versehen. Unter den Wirbellosen sind Flimmerzellen sehr verbreitet bei den Mollusken und Würmern. Der Darm, die Lebergänge, die Höhlungen aller innern Organe sind bei den meisten dieser Thiere mit Flimmerephitel bedeckt, bei vielen Mollusken auch die äussere Haut; gänzlich fehlt es dagegen in der Classe der Arthropoden. Bei den Quallen, Polypen und Infusorien sind die Cilien nicht mit besonderen Epithelzellen verbunden, sondern sie stehen unmittelbar auf der verdichteten Grenzschichte der Leibessubstanz. Bei vielen dieser Thiere flimmert die ganze äussere Haut, bei andern flimmern nur einzelne Stellen, so bei den Polypen namentlich die Arme und Fühlfäden; sehr allgemein flimmert der Darm oder wenigstens der Eingang in denselben, bei den Polypen und Quallen häufig auch das Gefässsystem, welches die Ernährungsflüssigkeit führt. In der Classe der Infusorien dient die Flimmerbewegung allgemein als Hülfsmittel der Ortsbewegung. Die Thiere besitzen zu diesem Zweck nicht selten einzelne Stacheln und Ruderfüsse, die grösser als die gewöhnlichen Cilien sind und seltener in Bewegung gesetzt werden, sonst sich aber, wie es scheint, nicht von denselben unterscheiden. Die Flimmerbewegung steht in diesem Fall sichtlich unter dem Einfluss des Willens.



Fig. 13. Flimmerepithelzellen.

Die Flimmerbewegungen bestehen meistens in einem pendelartigen Hin- und Herschwingen der Cilien. Dabei geht jedoch diese Schwingung in der Regel nach der einen Richtung mit grösserer Intensität vor sich, daher man auch beobachtet, dass Flüssigkeiten und kleine Körperchen durch die Flimmern nach einer bestimmten Richtung weitergefördert werden. Seltener findet man eine Bewegung der Cilien, bei welcher sie die Oberfläche eines Kegels beschreiben, und bei welcher dann die umgebenden Flüssigkeiten in eine Wirbelbewegung gerathen. Die pflanzlichen Schwärmsporen und Spermatozoiden führen schraubenförmige Bewegungen aus und

bewirken dadurch fortwährende Drehungen der Spore um ihre Längsaxe. Eine der letzteren ähnliche Form der Flimmerbewegung findet sich an den thierischen Samenelementen. Hier ist es der einer Cilie entsprechende haarförmige Fortsatz, der sogenannte Körper der Samenfäden, welcher pendelnde oder peitschende Bewegungen ausführt.

Die Geschwindigkeit der Flimmerbewegungen ist meistens so gross, dass sie nicht gemessen werden kann; bei langsamerer Bewegung hat man 0,2—0,8 Secunden für eine Hin- und Herbewegung einer Wimper gefunden. Dagegen ist die Geschwindigkeit der Ortsbewegung der Schwärmsporen und der wimpernden Infusorien, obzwar sie bei starken Vergrösserungen sehr beträchtlich erscheint, doch in Wirklichkeit eine ziemlich mässige. Nägeli hat z. B. die Geschwindigkeit von Schwärmsporen zu 0,08 Millim. in einer Secunde bestimmt.

Die Flimmerbewegung verschwindet, von dem Fall abgesehen, wo sie der willkürlichen Ortsbewegung dient, erst längere Zeit nach dem Tode. Bei Warmblütern erlischt die Bewegung der isolirten Flimmerepithelien und Samenfäden nach mehreren Stunden, bei Kaltblütern kann sie Tage lang, bis über den Eintritt der Fäulniss hinaus fortbestehen.

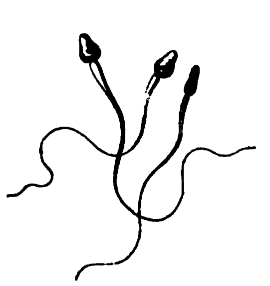


Fig. 14. Samenelemente vom Menschen.

Von ähnlichem Einfluss wie auf das Protoplasma selbst sind auch auf dessen flimmernde Fortsätze Wärmeschwankungen, mechanische, elektrische und chemische Einwirkungen. Die obere Temperaturgrenze, bei welcher die Cilienbewegungen meist für immer zum Stillstande kommen, liegt bei etwa 45° C., variabler ist die untere: sie schwankt zwischen — 2,5 (Cilien der Kaltblüter) und + 12° (Samenelemente der Wirbelthiere). Bei der Annäherung an diese Grenzen verlangsamt sich die Bewegung, die Kälte- oder Wärmestarre tritt auch hier nach einiger Zeit noch ein, kann aber durch Zu- oder Abfuhr der Wärme alsbald wieder gelöst werden. Sogar nach der Abkühlung unter die Gefriertemperatur stellen sich bei der Erwärmung meist die Bewegungen wieder her. Das Maximum der Geschwindigkeit liegt über der gewöhnlichen Lufttemperatur, bei 25—30°, daher im Allgemeinen Erwärmung alle Cilienbewegungen steigert (Caliburcès, Engelmann). Elektrische Stromstösse (und ihnen ähnlich, nur unvollkommener, scheinen mechanische Erschütterungen zu wirken) beschleunigen, wenn sie in mässiger Stärke angewandt werden, die Bewegungen beträchtlich, wie sich sowohl durch die mikroskopische Beobachtung an zuvor durch andere Einwirkungen verlangsamten Flimmerzellen als makroskopisch an der Geschwindigkeit, mit der leicht bewegliche Körperchen an der Oberfläche einer flimmernden Membran fortbewegt werden, nachweissen lässt (Kistiakowsky). Sehr starke Ströme heben durch ihren

zerstörenden Einfluss auf das Protoplasma der Flimmerzellen die Bewegung auf. Ausserordentlich mannigfach verhalten sich, je nach den Bedingungen, unter denen sie zur Anwendung kommen, chemische Einwirkungen. Die Bewegungen erhalten sich sehr lange Zeit in sogenannten indifferenten Flüssigkeiten, die in ihrer Concentration dem Blutserum nahe kommen, z. B. NaCl von 0,5 proc., verdünntem Zuckerwasser u. a., ebenso erlöschen sie in H, N nur wenig früher als in Luft oder Θ. Mehr oder weniger rasch dagegen werden die Bewegungen vernichtet durch reines Wasser, concentrirtere Salzlösungen, durch $C\Theta_2$, Essigsäuredämpfe sowie durch andere Säuren, durch Alkalien, Alkohol, Aether und Chloroform. Ist jedoch durch irgend eines dieser Mittel die Bewegung sistirt, oder hat sie auch nur in einem unschädlichen Medium von selbst aufgehört, so kann sie durch die erneute Einwirkung fast eines jeden dieser Stoffe wieder in Gang gebracht werden. So fachen namentlich verdünnte Alkalien alle auf irgend eine Weise zur Ruhe gekommenen Bewegungen leicht wieder an, $C\Theta_2$ erregt die durch Wasser, Salzlösungen oder selbst in H, Luft, Θ stillstehenden Cilien, umgekehrt beseitigen die letzteren Gase den $C\Theta_2$-Stillstand; selbst die Dämpfe von Aether, Alkohol und Schwefelkohlenstoff können nach Engelmann in manchen Fällen eine verlangsamte Bewegung auf kurze Zeit beschleunigen*).

Ursachen der Protoplasma- und Flimmerbewegungen. Dass die Flimmerbewegungen nur als eine besondere Form protoplasmatischer Bewegungen aufzufassen seien, lehrt theils die Structur der cilientragenden Zellen, theils die Erfahrung, dass die Schwingungen der Cilien von dem Protoplasmainhalt der zugehörigen Zelle abhängig sind: alle Cilien einer Zelle schwingen synchronisch und hören nach ihrer Abtrennung von der Zelle zu schwingen auf. Die wesentliche Uebereinstimmung der Schwärmsporen- und Spermatozoen- mit der Cilienbewegung ergibt sich aus ihrem vollkommen gleichen Verhalten gegenüber thermischen und chemischen Einwirkungen. Ueber das Wesen aller dieser an das Protoplasma gebundenen Bewegungen divergiren aber noch die Ansichten. Einige Beobachter haben wahrscheinlich zu machen gesucht, dass Protoplasmabewegung und Muskelcontraction übereinstimmende Erscheinungen seien, indem sie sich auf das analoge Verhalten bei der Einwirkung des elektrischen Stromes beriefen (Cohn, Kühne). Doch ist es sehr zweifelhaft, ob das kugelige Zusammenballen des freien Protoplasmas bei starken elektrischen Schlägen als eine Contraction ähnlich der des Muskels und nicht vielmehr als eine Zersetzungserscheinung aufzufassen sei, wie sie mit ähnlichen Folgen, d. h. als eine Tropfenbildung der zähflüssigen Masse, auch bei der Einwirkung starker Wärme und Kälte und zerstörender chemischer Agentien beobachtet wird. Gestützt auf die Erscheinungen am pflanzlichen Protoplasma hat dann neuerdings Hofmeister

---

*) Valentin, Art. Flimmerbewegung, Handwörterbuch d. Physiologie, Bd. 1. Virchow, Archiv für pathologische Anatomie, Bd. 6, Kistiakowsky, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 51. Engelmann, die Flimmerbewegung, 1868.

versucht, die Bewegungen auf einen Imbibitionswechsel des Protoplasmas zurückzuführen, also eine analoge Erklärung auf dieselben anzuwenden, wie sie in Bezug auf die Reizbewegungen der Mimosen u. a. jetzt ziemlich allgemein adoptirt ist. Dass das Protoplasma abwechselnd Wasser ausstossen und wieder einsaugen kann, schliesst H. aus den mit wässeriger Flüssigkeit gefüllten Vacuolen, die man häufig im pflanzlichen Protoplasma entstehen und wieder verschwinden sieht. Unverkennbar sprechen die Beobachtungen Engelmann's über Flimmerbewegung in Bezug auf diese für eine ähnliche Auffassung. Doch scheint es uns, mit Rücksicht auf die thierischen Protoplasmabewegungen, richtiger, der Hypothese eine allgemeinere Form zu geben, indem wir alle Bewegungen des Protoplasmas, sowohl der Grundsubstanz wie der Körnchen und endlich der protoplasmatischen Cilienfortsätze, als Erscheinungen auffassen, welche in dem mechanischen Stoffwechsel des Protoplasmas ihre Ursache haben. Dass in der That zähflüssige Körper, welche mit umgebenden Flüssigkeiten in einem Diffusionsaustausch stehen, hierdurch in Bewegungen gerathen, welche mit den Protoplasmabewegungen die täuschendste Aehnlichkeit haben, davon kann man sich durch die mikroskopische Beobachtung beliebiger Colloidkörper (Eiweiss- oder Leimtropfen) leicht überzeugen, welche man mit Tuschekörnchen gefüllt hat und nun der Diffusion mit einer Flüssigkeit aussetzt: bei langsamem Diffusionsaustausch beobachtet man nur lebhafte Molecularbewegungen der Körnchen, bei raschem Austausch verbinden sich damit die manchfachsten Bewegungen der Grundsubstanz.

3) Muskelbewegungen. Die Muskelsubstanz unterscheidet sich von dem Protoplasma theils durch ihre Contractionsform, theils durch ihr Verhalten gegen äussere Einwirkungen. Der Muskel zeigt in der Regel keine unregelmässigen Gestaltänderungen wie das Protoplasma, sondern seine Contraction besteht in einer gleichmässigen Verkürzung und Verdickung der contractilen Zellen, der glatten oder quergestreiften Muskelfasern; sie verläuft ferner mit ungleich grösserer Geschwindigkeit. In letzterer Beziehung nähert sich jedoch die glatte Muskelzelle durch den langsamen Eintritt und Verlauf ihrer Contraction noch dem Protoplasma.

Es gibt eine grosse Reihe physikalischer und chemischer Agentien, welche Muskelcontraction erregen: mechanische Einwirkungen, erhöhte Temperatur und vor allen der elektrische Strom, sodann die verschiedensten Säuren, Alkalien und Salze. Alle diese Einwirkungen tödten, wenn sie in übermässiger Stärke zur Anwendung kommen, die contractile Substanz. Im lebenden Organismus ist die Bewegung der Muskelzelle von den Nervenerregungen abhängig, die vielleicht in ihrem Wesen mit der elektrischen Erregung zusammenfallen.

Das Nähere über die Muskelbewegungen vergl. in der spec. Physiologie.

3. Die Fortpflanzung der Zelle.

§. 26. Bedingungen und Formen der Zellenbildung.

Die Bildung von Zellen ist, so viel wir wissen, stets an die Präexistenz von Elementarorganismen ähnlicher Beschaffenheit gebunden. Wir kennen nur eine Entstehung der Zellen durch Fortpflanzung, keine durch Urerzeugung (vgl. §. 38). Damit ist freilich eine absolute Unmöglichkeit der letzteren nicht bewiesen, wohl aber steht fest, dass die Fortpflanzung die weitaus allgemeinste, unter den gegenwärtig auf unserer Erde bestehenden Naturbedingungen wahrscheinlich die einzige Entstehungsweise der Zelle ist. Die Fortpflanzung selbst ist aber wieder in einer dreifachen Form möglich: 1) als endogene Vermehrung, 2) als Theilung, 3) als Knospenbildung.

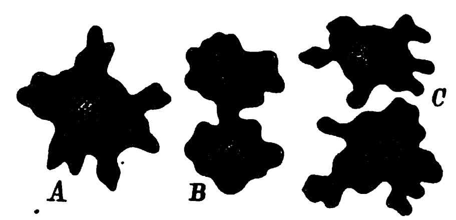


Fig. 15. Vermehrung einer Monere durch Theilung (Amöba primitiva nach Häckel).

Jede dieser Vermehrungsweisen setzt einerseits ein Bildungsmaterial oder Blastem voraus, welches von dem Protoplasma der Mutterzellen geliefert wird, und anderseits bewegende Kräfte, welche die Sonderung des Blastems von dem übrigen Protoplasma bewirken, und welche von dem centralen Theil der Mutterzelle, bei allen kernhaltigen Zellen von dem Kern derselben, auszugehen scheinen. Läuft die Zellengenese in dem Protoplasmainhalt der Mutterzelle vollständig ab, so erscheint sie als endogene Vermehrung. Setzt sich die Spaltung dieses Inhaltes auf die Membran fort, so liegt eine Zellentheilung vor. Verändert endlich das Blastem durch Wachsthum in einer bestimmten Richtung die ursprüngliche Form der Mutterzelle so, dass die neue Zelle als eine an jener aufsitzende Knospe erscheint, dann bezeichnet man den Vorgang als Knospenbildung. Diese drei Formen der Zellengenese sind demnach nur Modificationen eines und desselben Vorganges. Die Mutterzelle selbst kann bei diesem Vorgang zu Grunde gehen: solches tritt in der Regel mehr oder weniger bald ein bei der endogenen Vermehrung, wo, nachdem mehrere Tochterzellen entstanden sind, die Mutterzelle schwindet und die Tochterzellen frei werden. Bei der Theilung und Knospenbildung dagegen pflegt die Mutterzelle neben ihren Wachsthumsproducten auszudauern.

Bei den **kernlosen Zellen** erfolgen die Theilungsvorgänge unmittelbar in Folge einer Contraction und Einschnürung des Protoplasmas. Bei den **kernhaltigen Zellen** dagegen geht dem Fortpflanzungsact in der Regel eine Vermehrung des **Kerns** und dieser letzteren wieder eine Vermehrung der in dem Kern enthaltenen Kernkörperchen voraus. Zuweilen scheint der ursprüngliche Kern vor der eintretenden Kernvermehrung völlig zu verschwinden. Es ist nur zweifelhaft, ob er sich dabei wirklich in dem Protoplasma auflöst und nicht vielmehr bloss durch das sich dichter zusammenballende Protoplasma verdeckt wird. Dieses letztere pflegt sich vor dem Eintritt der Tochterzellenbildung von der Membran zurückzuziehen, und seine Körnchen zeigen eine strahlige Anordnung.

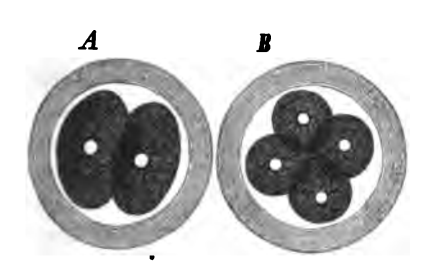


Fig. 16. Endogene Zellenbildung. (Furchung des Säugethiereies. A erstes, B zweites Stadium der Furchung.)

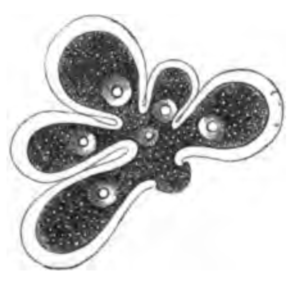


Fig. 17. Knospenbildung. (Knospende Eizellen von Gordius, nach Meissner.)

Schwann, der Begründer der Zellentheorie, hat ausser den oben angeführten drei Formen der Zellenbildung noch die **freie** Zellenbildung als eine der häufigsten im Thierkörper angenommen. Später hat theils die Beobachtung über Entwicklung der Gewebe (**Reichert**, **Remak**), theils die Erforschung der pathologischen Zellenbildungen (**Virchow**) dazu geführt, auch für die Thierzelle, ebenso wie dies für die Pflanzenzelle schon zuvor angenommen war, die an den protoplasmatischen Inhalt der Mutterzelle gebundenen Fortpflanzungsformen als die einzigen zu statuiren. In neuerer Zeit glaubte **de Bary** eine freie Zellenbildung bei ben Myxomyceten nachweisen zu können, in deren Protoplasma erst nach dem Austritt aus der Mutterzelle sich Sporen zu bilden scheinen. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass hierbei die Kerne, um welche die neuen Zellen sich anlagern, schon vor dem Austritt aus der Mutterzelle entstanden sind. **Jul. Arnold** beobachtete ferner bei der Regeneration thierischer Epithelialgewebe Erscheinungen, welche ihm eine Zellenbildung in der Intercellularsubstanz wahrscheinlich machten. Nach **Eberth**, **Hoffmann** u. A. soll aber hierbei die Neubildung durch Sprossung und Theilung derjenigen Epithelzellen stattfinden, welche den Rand der sich ergänzenden Lücke begrenzen. Von grossem Interesse sind die in neuerer Zeit von **Auerbach**, **Bütschli**, **Strasburger**, **Hertwig** u. A. gesammelten Beobachtungen über die Bedeutung des **Kerns** bei der Zellenvermehrung. Nach ihnen beginnt überall, im Pflanzen- und Thierreich, die Entstehung neuer Zellen mit einer Kernvermehrung, wobei noch fraglich bleibt, ob die neuen Kerne stets unmittelbar aus dem Kerne der Mutterzelle hervorgehen, oder ob dieser zuweilen vorher in dem Protoplasma sich auflöst. Der Kernver-

mehrung sieht man häufig eine Vermehrung der Kernkörperchen vorhergehen, zu welchen letzteren sich der Kern ähnlich verhält, wie eine Mutterzelle zu der in ihr entstehenden neuen Zellengeneration. Zuweilen endlich beobachtet man, dass, bevor um die neu gebildeten Kerne Zelleninhalt sich anlagert, zwei solche Kerne mit einander zu einem einzigen verschmelzen, der nun erst den definitiven Kern einer Tochterzelle bildet. Eine Art Conjugation der Kerne scheint also hier der Zellenbildung voranzugehen *).

Die Ursachen der Zellengenese sind uns noch völlig unbekannt. Die Theorie Schwann's, nach welcher die Zellenbildung eine schichtenweise Krystallisation quellungsfähiger Materien sein sollte, ist heute, als unvereinbar mit vielen Erfahrungen, verlassen. Die Versuche über s. g. künstliche Zellenbildung, welche früher schon Ascherson, neuerdings M. Traube u. A. angestellt haben, sind insofern belehrend, als sie die Neigung der Colloidkörper sich gegen heterogene Medien in Kugelform abzusondern und Niederschlagsmembranen auf ihrer Oberfläche abzuscheiden, darthun. Ascherson zeigte zuerst, dass, wenn man Eiweiss mit Oel schüttelt, eine verdichtete Eiweissschichte, also eine Art künstlicher Zellmembran, um jeden Oeltropfen entsteht. M. Traube hat künstliche Zellen gebildet, indem er Leimtropfen in verdünnte Gerbsäurelösung fallen liess, worauf sich der Tropfen mit einer Niederschlagsmembran umgab. Werden solche Zellen in eine Salzlösung gebracht, welche durch die Membran diffundirt, so nehmen sie an Volum zu **). Selbstverständlich müssen zu den physikalischen Vorbedingungen der Zellenbildung, über welche diese Versuche einigen Aufschluss geben, noch weitere chemische Bedingungen hinzutreten, welche offenbar nur in dem lebenden Protoplasma vorhanden sind, da eine wirkliche Bildung lebensfähiger, d. h. der Ernährung und Wiedervermehrung fähiger Zellen eben nur im protoplasmatischen Zelleninhalt oder, sofern freie Zellenbildung existirt, in protoplasmatischen Aussonderungen vorkommt. Bedeutungsvoll für eine künftige Theorie ist hier wohl die Thatsache, dass, wie es scheint, vor jeder Zellengenese das protoplasmatische Blastem sich kugelförmig contrahirt, sowie die Rolle, welche der Kern bei den innerhalb einer Mutterzelle geschehenden Zellbildungen zu spielen scheint, sei es nun dass derselbe durch Molecularattraction auf das umgebende Protoplasma, oder sei es dass er durch seine Auflösung im Protoplasma auf die chemische und physikalische Constitution des letztern einwirkt. Das Protoplasma zeigt in der Regel vor beginnender Zellentheilung eine dichtere Beschaffenheit und eine strahlenförmige Anordnung der Körnchen. Sind die neuen Kerne, um welche sich die Tochterzellen ballen, entstanden, so gewinnt dann auch das Protoplasma wieder sein früheres Aussehen. Wo während des Theilungsprocesses an der Membran Veränderungen geschehen (Einschnürungen, Ausbuchtungen), da erfolgen solche wahrscheinlich nur passiv, in Folge der mechanischen Kräfte, welche der Inhalt bei seinen Veränderungen auf die Membran äussert.

---

*) de Bary, die Mycetozoen, 2. Aufl. 1864. Arnold, Virchow's Archiv, Bd. 46. Eberth, Hoffmann, ebend. Bd. 51. Auerbach, organologische Studien, 1 u. 2. Strasburger, über Zellbildung und Zelltheilung, 2. Aufl., 1876. Bütschli, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 25. Hertwig, Morphologisches Jahrbuch, Bd. 1 u. 3.

**) M. Traube, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1867.

III. Die Functionen der zusammengesetzten Organismen.

Die Functionen der zusammengesetzten Organismen zerfallen wie diejenigen des Elementarorganismus

1) in Erscheinungen des Stoffwechsels,
2) in Aeusserungen lebendiger Kräfte und
3) in Fortpflanzungsverrichtungen.

Aufnahme und Abgabe, Assimilirung und Zersetzung der Stoffe bilden auch den Ernährungsprocess der zusammengesetzten Organismen. Zugleich aber ist der Stoffwechsel jedes einzelnen bedingt durch den Stoffwechsel der andern, die neben ihm existiren. Die Verbindungen, die von der Pflanze gebildet wurden, dienen dem Thiere zur Nahrung und zum Aufbau seiner Bestandtheile. Die Stoffe, die der Oxydationsprocess im Thierleibe liefert, vermag die Pflanze wieder zu verwenden, um aus ihnen ihre zersetzten Bestandtheile zu restituiren. Aus den chemischen Vorgängen des Stoffwechsels endlich entwickeln sich lebendige Kräfte, welche namentlich die Thierorganismen in der Form von Bewegung und Wärmebildung an die Aussenwelt abgeben.

1. Der Stoffwechsel im Pflanzen- und Thierkörper.

A. Die Ernährung der Pflanzen.

§. 27. Nahrungsstoffe der Pflanze.

Die Pflanze ersetzt, wie jeder Organismus, auf dem Weg der Ernährung die Bestandtheile ihres eigenen Leibes. Jede Pflanze besteht nun aus verbrennlichen und aus feuerbeständigen Verbindungen. Aehnlich wie die Pflanze durch eine höhere Temperatur in gasförmige Stoffe, welche in die Atmosphäre übergehen, und in feste Stoffe, welche als Asche zurückbleiben, getrennt werden kann, so entnimmt sie auch das Material ihrer Ernährung theils der Atmosphäre, theils den festen, aber löslichen Bestandtheilen des Bodens. Der Atmosphäre entnimmt sie vorwiegend das Bildungsmaterial ihrer organischen Bestandtheile, die bei der Verbrennung wieder in die Atmosphäre zurückkehren, dem Boden die unorganischen Salze, die bei der Verbrennung zu Asche werden. Einige der organischen Bildungsstoffe werden jedoch entweder gleichzeitig aus der Atmosphäre und aus dem Boden aufgenommen, nämlich die Kohlensäure und das Wasser, oder allein aus dem Boden, nachdem

der ursprünglich auch theilweise in der Atmosphäre enthaltene Stoff an das den Boden durchdringende Wasser gebunden wurde, so die Salpetersäure und von den meisten Pflanzen auch das Ammoniak.

1) *Nahrungsstoffe der Luft.* Unter ihnen nimmt die *Kohlensäure* die wichtigste Stelle ein. Die atmosphärische Luft ist ein Gasgemenge von sehr unveränderlicher Zusammensetzung, das in 100 Volumtheilen nahehin 21 Sauerstoff und 79 Stickstoff enthält. Gegen diese beiden Hauptgase der Luft ist die Menge der in ihr enthaltenen Kohlensäure von fast verschwindender Kleinheit, sie beträgt nur $^1/_{25}$ auf 100 Volumtheile. Auch dieser Gehalt an Kohlensäure ist übrigens ein äusserst constanter, er ist, abgesehen von Räumen, in denen sich durch die Respiration der Thiere oder durch Verbrennung kohlenstoffhaltiger Substanzen sehr viel Kohlensäure entwickelt, auf den verschiedensten Punkten unserer Erdoberfläche der nämliche. *Alle grünen Theile* der Pflanzen saugen nun *unter dem Einfluss des Sonnenlichts* von dieser Kohlensäure an, indem sie gleichzeitig Sauerstoff aushauchen. Die Kohlensäureaufnahme, welche durch die grünen Pflanzentheile im Sonnenlicht geschieht, ist jedoch nicht die *einzige* Quelle des reichen Kohlenstoffgehalts der Pflanzen: von den Landpflanzen wird ausserdem durch die Wurzeln in Wasser gelöste Kohlensäure aufgenommen, und die Aufnahme solch' gelöster Kohlensäure geschieht bei den Wasserpflanzen auch durch die grünen Theile ihrer Oberfläche. Aber da die Kohlensäure, welche im Wasser des Bodens und im angesammelten Wasser gelöst vorkommt, aus der Atmosphäre absorbirt ist, so stammt dennoch auch der auf diesem Weg in die Pflanze gelangende Kohlenstoff indirect von der Kohlensäure der Luft her. In einer Atmosphäre, der man durch Kalkwasser fortwährend ihre Kohlensäure entzieht, sterben daher die Pflanzen bald ab; ebenso aber verkümmern solche Pflanzen, die man im Dunkeln aufbewahrt, allmälig und gehen zu Grunde. Die letztere Thatsache beweist, dass die *direct* der Atmosphäre entnommene Kohlensäure für die Ernährung der Pflanze unerlässlich ist.

Ein zweites Gas, welches die Pflanze der Atmosphäre entnimmt, ist der *Sauerstoff*. Jede Pflanze absorbirt im *Dunkeln* mit ihrer ganzen Oberfläche Sauerstoffgas, während sie zugleich Kohlensäure aushaucht. Die *nicht grünen* Theile der Pflanze setzen diese Aufnahme von Sauerstoff und Aushauchung von Kohlensäure auch unter dem Einfluss des Lichtes fort.

Beide Gaswechsel stehen in einer innigen *gegenseitigen* Beziehung: denn jede Kohlensäureaufnahme ist von einer Sauerstoffabgabe, jede Sauerstoffaufnahme von einer Kohlensäureabgabe begleitet. Das *quantitative Verhältniss* beider Gaswechsel ist aber ein solches, dass die Pflanze stets mehr *Kohlensäure* aufnimmt als abgibt und mehr *Sauerstoff* abgibt als aufnimmt. *Im Ganzen* vermindern daher die Chlorophyllpflanzen den Kohlensäuregehalt der sie umgebenden Atmo-

sphäre und vermehren deren Sauerstoffgehalt. Es gibt eine Reihe von Ursachen, welche eine dem Gaswechsel der Pflanzen entgegengesetzte Wirkung auf die Atmosphäre ausüben. Vor allem ist es die *Respiration der Thiere*, überhaupt der Gaswechsel aller *chlorophyllfreien* Organismen, durch welchen der Luft Sauerstoff entzogen und dafür Kohlensäure zugeführt wird. Eine ähnliche Veränderung erfährt aber die Luft durch jede *Verbrennung*, sowie durch die Processe der *Verwesung* und *Fäulniss*, die gleich der Respiration mit einer Oxydation kohlenstoffhaltiger Substanzen verbunden sind. Diese sämmtlichen Oxydationsvorgänge würden mit der Zeit der Luft ihren Sauerstoff entziehen und ihr eine entsprechende Menge Kohlensäure dafür zurückgeben, sie würden also allmälig die Zusammensetzung der Atmosphäre ändern. Auch die Pflanzen für sich würden eine solche Aenderung, aber in entgegengesetzter Richtung herbeiführen: sie würden allmälig sämmtliche in der Atmosphäre vorhandene Kohlensäure vernichten und dafür die Atmosphäre an Sauerstoff reicher machen. Da innerhalb der unserer Untersuchung zugänglichen Zeit die Zusammensetzung der Luft sich nicht merklich geändert hat, so nimmt man an, dass beide Vorgänge sich das Gleichgewicht halten, dass der Ueberschuss von Sauerstoff, der durch die Pflanzen an die Luft abgegeben wird, ausreicht, um den durch die Respiration der Thiere und die Verbrennungen entstehenden Ausfall zu decken, und dass der durch die letztgenannten Processe entstehende Ueberschuss von Kohlensäure ebenfalls gross genug ist, um den durch den Gaswechsel der Pflanzen herbeigeführten Verlust an Kohlensäure wieder auszugleichen.

Als ein *dritter* Gaswechsel, dessen Intensität jedoch gegen die beiden vorigen zurücktritt, muss endlich die *Aufnahme atmosphärischen Stickstoffs* durch die Pflanzen angenommen werden. Sie erfolgt nach den Versuchen von *Berthelot* nur unter dem Einflusse freier Elektricität, ist daher in der Regel gering, kann aber bei stärkeren elektrischen Ausströmungen, also vor und während einem Gewitter, bedeutend zunehmen.

Die Ursache des Gleichgewichts der Atmosphäre an Θ und $\Theta\Theta_2$ wird man offenbar in einer Art Selbstregulirung der pflanzlichen und thierischen Athmungsprocesse suchen können. Denken wir uns die Menge der Pflanzen im Verhältniss zu derjenigen der Thiere vermindert, so würde sich sehr bald eine Zunahme der Kohlensäure und eine Abnahme des Sauerstoffs ergeben. In einer Atmosphäre solcher Zusammensetzung aber würde die Existenzbedingung für die Thiere im Allgemeinen ungünstiger, für die Pflanzen günstiger geworden sein, da sich für jene ein Hauptnahrungsmittel vermindert, für diese vermehrt hätte. Es müsste daher die Zahl der Pflanzen zunehmen, die Zahl der Thiere abnehmen. Dies würde so lange geschehen, bis ein Gleichgewichtszustand einträte, bei welchem die Zusammensetzung der Atmosphäre unverändert bliebe. Dieser Gleichgewichtszustand scheint nun in der That in unserer gegenwärtigen Atmosphäre vorhanden zu sein. Eine andere Frage ist es dagegen, ob derselbe *immer* existirt habe. Geologische Thatsachen machen es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass unsere Erdrinde einst im feuerflüssigen Zustande war, und dass also ein grossartiger

Verbrennungsprocess der Entstehung organischer Wesen voranging. Vermuthlich werden daher in den frühesten Perioden der Schöpfung solche Organismen vorgewaltet haben, welche die Kohle der bei jener Verbrennung massenhaft gebildeten Kohlensäure in sich anhäufen konnten, d. h. niedere chlorophyllhaltige Pflanzen. In der That sind, wie die Paläontologie lehrt, die ältesten organische Reste führenden Schichten durch eine colossale Algenvegetation ausgezeichnet. Wenn somit der heutige Gleichgewichtszustand wahrscheinlich das Product einer allmäligen Entwicklung ist, so wird es freilich auch zweifelhaft, ob demselben wirklich jene Stabilität zukommt, wie sie häufig vorausgesetzt wird.

Dass organische Stoffe unter dem Einfluss elektrischer Ausströmungen freien Stickstoff absorbiren und mit ihm Verbindungen (zunächst wahrscheinlich immer Amidverbindungen) bilden, hat Berthelot durch Versuche gezeigt, in denen er organische Stoffe, wie Cellulose, Dextrin, Kohlenwasserstoffe, unter dem Einflusse der elektrischen Ausströmungen eines Inductionsapparates theils mit atmosphärischer Luft theils mit reinem N-Gas längere Zeit in Wechselwirkung liess. Da diese Absorption selbst durch sauerstofffreie Substanzen, wie Kohlenwasserstoffe, im reinen N-Gas geschieht, so ist die Gegenwart von Sauerstoff dazu nicht erforderlich. Ebenso ist bei Gegenwart von Sauerstoff keinerlei Ozonbildung nachzuweisen, durch welche etwa die vorherige Oxydation des Stickstoffs vermittelt würde, wie dies früher Schönbein angenommen hatte. Nach diesem Beobachter sollte sich das namentlich bei Gewittern in reichlicher Menge gebildete Ozon der Atmosphäre mit dem freien Stickstoff verbinden und mit Alkalien salpetrigsaure Verbindungen darstellen, welche dann, nachdem sie durch das Regenwasser niedergeschlagen, von den Wurzeln der Pflanzen absorbirt werden. Von Berthelot konnte jedoch, bei Beseitigung aller Fehlerquellen, keine Oxydation des Stickstoffs durch Ozon beobachtet werden*).

2) Nahrungsstoffe des Bodens. Von den Bestandtheilen des Bodens, welche die Pflanze mittelst ihrer Wurzeln aufnimmt, ist das Wasser derjenige, von welchem sie die reichlichste Menge bedarf, und welcher ausser durch die Wurzeln zuweilen in geringer Quantität auch durch die Blätter aus der Atmosphäre aufgenommen werden kann. Das Wasser ist das Medium, welches die wichtigsten organischen und unorganischen Bestandtheile der Pflanze gelöst enthält. Mittelst des Wassers werden alle Nahrungsmittel, die gasförmigen wie die festen, von der Pflanze aufgenommen und in ihr weiter verbreitet. Dasjenige Wasser, welches auf diese Weise als Lösungs- und Verbreitungsmittel der Nahrungsstoffe dient, gibt die Pflanze, indem diese Stoffe zu festen Gewebsbestandtheilen werden, wieder nach aussen ab, es verdunstet fortwährend, um durch neues, welches aus der Wurzel aufsteigt, ersetzt zu werden. Diese Wasserverdunstung geschieht von der ganzen Oberfläche der Pflanze, namentlich aber von den Blattorganen. Aus der Unveränderlichkeit des Wassergehalts der Pflanze folgt, dass im Allgemeinen in einer gegebenen Zeit eben so viel Wasser von ihrer Oberfläche verdunstet, als in derselben Zeit als Lösungsmittel der Nahrungsstoffe wieder angesaugt wird.

*) Berthelot, compt. rend. 1876, t. 83, 84.

Ein Theil des Wassers wird aber nicht als blosses Lösungsmittel der andern Nahrungsstoffe, sondern selbst als Nahrungsstoff aufgenommen. Es ist keinem Zweifel unternommen, dass die Pflanze Wasser in seine Elemente zersetzt, und dass aus demselben ein Theil des Wasserstoffs ihrer Bestandtheile herstammt, während der Sauerstoff des Wassers theils gleichfalls in der Pflanze organische Verbindungen eingeht, theils aber in die Atmosphäre abgeschieden wird. Ein Beweis hiefür liegt darin, dass nach Sennebier's Versuchen die Pflanzen nicht genau eben so viel Wasser aus ihrer Oberfläche abdunsten, als sie durch ihre Wurzel aufnehmen, sondern dass sich die Menge des ausgeschiedenen zur Menge des aufgenommenen Wassers ungefähr verhält wie 13 : 15. Der Ueberschuss des aufgenommenen Wassers kann nur davon herrühren, dass ein entsprechendes Gewicht Wasser in seine Bestandtheile zerlegt und assimilirt wird.

In Wasser gelöst werden die Verbindungen des Ammoniaks und der Salpetersäure von der Pflanze aufgenommen. Das Ammoniak bildet sich in reichlicher Menge als kohlensaures, phosphorsaures und chlorwasserstoffsaures Salz bei der Fäulniss organischer Körper, und durch die Verwesung der Bodenbestandtheile unter dem Einfluss von Luft und Ferment bildet sich auf Kosten der Ammoniaksalze Salpeter. Das Ammoniak und die Salpetersäure sind, da der freie Stickstoff der Atmosphäre wahrscheinlich nur in geringen Mengen absorbirt wird, die wichtigsten Stickstoffquellen der Pflanze. Unter ihnen ist die Salpetersäure bei den meisten höheren Pflanzen wieder die überwiegende, oft wahrscheinlich die einzige, da nach den Versuchen von Knop die Ammoniaksalze vor ihrer Resorption in der Regel zu salpetersauren Salzen oxydirt werden.

Die Theorie der Stickstoffernährung der Pflanzen wurde zuerst von Liebig im Zusammenhange entwickelt. Hauptsächlich in zwei Punkten sind jedoch die ursprünglichen Ansichten dieses Chemikers unzureichend gewesen und durch neuere Erfahrungen vervollständigt worden. Die Liebig'sche Theorie betrachtete die bei der Fäulniss und Verwesung entstehenden Verbindungen des Ammoniaks und der Salpetersäure als die einzigen N-haltigen Nährstoffe der Pflanze. Hier war nun schon durch Schönbein's Arbeiten auf den Stickstoff der Atmosphäre als eine wahrscheinliche Quelle des Stickstoffbedarfs der Pflanzen hingewiesen worden, worauf in neuester Zeit Berthelot die Möglichkeit einer unmittelbaren Aufnahme des freien Stickstoffs darthat. Dieser Nachweis ist schon desshalb von Wichtigkeit, weil er geeignet ist auf die Entstehung pflanzlicher Organismen Licht zu werfen. Die frühere Theorie Liebig's fusst auf einem beständigen Kreislauf der Stoffe innerhalb der organischen Natur; sie vermag daher nicht zu deuten, wie organische Wesen jemals entstehen konnten. Ferner betrachtete Liebig das Ammoniak als die einzige Stickstoffquelle der Pflanze. Hiergegen wurde vorzugsweise durch Knop gezeigt, dass die meisten chlorophyllhaltigen Pflanzen nicht nur, wie Culturversuche beweisen, ihren Stickstoff ausschliesslich salpetersauren Salzen entnehmen können, sondern dass dies wegen der in der oberflächlichen Bodenschichte stattfindenden Oxydation der Ammoniakverbindungen

ohne Zweifel auch in der Regel geschieht. Damit ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass nicht auch nebenbei gelegentlich Ammoniaksalze als Nährstoffe dienen. Manche Pflanzen, z. B. die Leguminosen, scheinen kohlensaures Ammoniak aus der Luft durch die Blätter aufzunehmen. Viele chlorophyllfreie Pflanzen, z. B. die Hefepilze, können nur in der Form des Ammoniaks, nicht der Salpetersäure den Stickstoff assimiliren; noch öfter nehmen sie ihn in einer Form auf, in welcher er bei den höheren Pflanzen niemals zur Verwendung kommt, nämlich als fertige Albuminstoffe. Bevor der allein entscheidende Weg der Culturversuche in künstlich hergestellten Bodengemischen oder noch besser nach Knop's Methode in Wasser, in welchem die betreffenden Salze gelöst sind, beschritten war, hat man übrigens zuweilen angenommen, die Pflanze assimilire unmittelbar zusammengesetztere organische Verbindungen. So glaubte Mulder, die Ammoniaksalze der s. g. Humusstoffe (wenig gekannter N-freier Zersetzungsproducte, welche in der Ackererde vorzugsweise aus der Verwesung der Cellulose hervorgehen) bildeten die Hauptnährstoffe der Pflanze. Dass durch die Wurzel solche Stoffe, ebenso wie lösliche Kohlehydrate, Harnstoff und andere leicht diffundirbare Amidverbindungen möglicher Weise aufgenommen werden können, lässt sich allerdings nicht bestreiten. Aber ebenso gewiss ist es, dass die Pflanze auf dieselben nicht nur nicht angewiesen ist, sondern dass sie auch bei den in der Ackererde gegebenen Bedingungen sich rasch weiter in die gewöhnlichen Nährstoffe der Pflanze, Kohlensäure, Wasser und unorganische Stickstoffverbindungen, zersetzen müssen. Der Vorrath an atmosphärischem Stickstoff in der Natur wird durch den Stoffwechsel der Pflanzen wahrscheinlich ebenso wenig wie der Sauerstoffvorrath geändert, da bei den Verbrennungen und Verwesungen organischer Stoffe ein kleiner Theil ihres N in ungebundener Form an die Atmosphäre zurückgegeben wird.

Mit den Stickstoffverbindungen werden von der Wurzel die sämmtlichen **feuerbeständigen Bestandtheile** aufgenommen. Auch sie gelangen in Wasser gelöst in die Pflanze. Ein Theil derselben bleibt, indem er sich innig mit den organischen Bestandtheilen mengt, in seiner chemischen Constitution unverändert, ein anderer Theil aber wird durch den Einfluss der organischen Stoffe zersetzt: so verbinden sich organische Säuren mit unorganischen Basen, unorganische Säuren mit organischen Basen. Zuweilen kommt selbst, ähnlich wie beim Stickstoff, eine Ueberführung der Elemente in organische Verbindungen vor: dies ist nachweislich der Fall mit der Schwefelsäure der schwefelsauren Salze, von welcher der sämmtliche Schwefel der organischen Verbindungen (der Albuminate, gewisser ätherischer Oele) herstammt.

Indem die Pflanze die Bestandtheile des Bodens sich aneignet, absorbirt sie dieselben nicht in denjenigen Mengeverhältnissen, in welchen sie in der Atmosphäre und im Boden sich vorfinden, sondern sie nimmt manche in relativ grösserer, andere in kleinerer Menge auf. Eine vorwiegende Anziehungskraft übt sie stets auf diejenigen Stoffe aus, die für ihr Leben unerlässlich sind, und aus denen sie ihre zersetzten Gewebsbestandtheile wieder herstellt. Diese Auswahl mittelst der Wurzel wird durch die Ackererde selbst schon vorbereitet, indem letztere gleich-

falls geneigt ist Ammoniak und Kohlensäure, sowie unter den Salzen diejenigen, die für die Vegetation besonders nützlich sind, reichlicher zu absorbiren. Es sind namentlich die Salze des Kali und der Phosphorsäure, auf welche die humusreiche Ackererde eine starke Anziehung ausübt, weniger die Salze der Schwefelsäure, des Natrons oder Kalks, der Bittererde das Eisen und Mangan. Aus diesem Grunde hat auch die Beschaffenheit der Ackererde auf die Vegetation den grössten Einfluss. Manche Pflanzen verkümmern, wenn sie in einen andern Boden versetzt werden, andere ändern wesentlich ihre Beschaffenheit.

Die anziehende Kraft, welche die humusreiche Ackererde gegen die genannten anorganischen Salze ausübt, ist so gross, dass sie aus Lösungen dieselben fast ganz an sich zieht und nahezu reines Wasser zurücklässt. Dass aber ausserdem die Wurzel selbst noch besondere Anziehungskräfte äussert, erhellt daraus, dass das Mengeverhältniss der anorganischen Bestandtheile der Pflanze oft sehr verschieden ist von dem Mengeverhältniss der anorganischen Bestandtheile des Bodens. Da dieser selbe Fall im Allgemeinen bei den osmotischen Erscheinungen stattfindet, so hat dies nichts Räthselhaftes. Die Factoren im Einzelnen nachzuweisen, welche hier die Diffusion bestimmen, ist aber bis jetzt noch nicht möglich gewesen. Chemische Anziehungen spielen bei dieser Osmose, wie auch bei der Absorption der atmosphärischen Gase durch die Oberfläche der Pflanze, offenbar eine Hauptrolle *).

§. 28. Ernährungsfunctionen der Pflanze. Bewegung der Nahrungssäfte.

An der zusammengesetzten Pflanze lassen sich drei Ernährungsfunctionen unterscheiden:

1) Stoffaufnahme. Sie geschieht durch die Blattgebilde und Wurzeln, von denen die ersteren den Kohlenstoff in der Form der Kohlensäure, in geringer Menge den Stickstoff und Sauerstoff, die letzteren hauptsächlich den Stickstoff (in der Form von Stickstoffverbindungen), das Wasser und die Aschenbestandtheile der Pflanze zuführen.

2) Assimilation. So bezeichnen wir diejenige Function, durch welche aus dem rohen Nahrungssafte die Gewebsbestandtheile entstehen. Die Assimilationsorgane der Pflanze zerfallen in zwei Hauptgruppen: in die chlorophyllhaltigen Zellen, in denen aus Kohlensäure und Wasser die stickstofffreien Bestandtheile gebildet werden, und in die Zellen mit farblosem Protoplasma, in welchen die Eiweisskörper entstehen und die manchfachen Transformationen dieser sowohl wie der stickstofffreien Bestandtheile vor sich gehen. Die Functionen beider Assimilationsorgane sind insofern nicht streng geschieden, als die Chlorophyllzellen

*) Liebig, Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. Physiol. 8. Aufl. Knop, der Kreislauf des Stoffs, 1868. A. Mayer, Agriculturchemie, 1871.

ebenfalls Protoplasma führen und daher dem Einfluss des Lichtes entzogen die nämliche Wirkung wie die chlorophyllfreien Zellen äussern.

Die Eiweissstoffe, welche der protoplasmatische Inhalt jugendlicher Pflanzenzellen führt, pflegen aus demselben beim Altern der Zellen allmälig zu verschwinden, während an ihrer Stelle Chlorophyll, Amylum u. s. w. erscheinen. Wahrscheinlich geschieht dies überall so, dass dabei die Eiweissstoffe durch pflanzliche Säfte, die dem Magensecret der Thiere analog zusammengesetzt sind, also ein pepsinähnliches Ferment und freie Säure enthalten, zunächst in Pepton übergeführt und dann assimilirt und weiter zersetzt werden. Einzelne Pflanzen (Drosera rotundifolia, Dionaea muscipula u. a.) sondern solche Verdauungssäfte durch Drüsen ab, die sich auf der Blattfläche befinden. Indem sich diese verdauenden Wirkungen mit den in §. 25 geschilderten Bewegungserscheinungen der Blätter oder ihrer Tentakeln verbinden, werden diese Pflanzen befähigt, die auf ihnen festgehaltenen Insekten zu verdauen. Doch ist es zweifelhaft, ob diese äussere Eiweissverdauung der s. g. insektenfressenden Pflanzen eine functionelle Bedeutung für die Pflanze selbst besitzt, da der Verdauungsvorgang in diesem Fall das Welkwerden und Abfallen des Blattes im Gefolge zu haben pflegt.

Darwin's Entdeckung insektenfressender Pflanzen hat zuerst Anlass gegeben nachzuforschen, ob nicht auch das Verschwinden von Eiweiss bei den Vegetationsvorgängen, namentlich bei der Keimung des Samens, auf einem ähnlichen Verdauungsprocesse beruhe. In der That ist dies durch v. Gorup-Besanez, Will u. A. nachgewiesen worden. Gorup und Will vermochten durch Ausziehen mit Glycerin das Ferment darzustellen. Die Identität des letzteren mit dem Pepsin ist nicht nachgewiesen. Doch beobachtete Frenkland bei der Ansäuerung der Drosera einen pepsinähnlichen Geruch. Als wirksame Säuren wurden Ameisensäure, Propion- und Buttersäure nachgewiesen. Die Säure scheint sich immer erst dann zu bilden, wenn die betreffenden Pflanzentheile irgendwie gereizt werden, da der Drüsensaft der Drosera und Dionaea im ungereizten Zustande neutral reagirt *).

3) Stoffwanderung. Als Organe der Stoffwanderung functioniren alle Zellen und Gefässe der Pflanze, sowohl diejenigen, welche durch ihren Chlorophyll- und Protoplasmagehalt sich noch an der chemischen Arbeit der Pflanze betheiligen, wie diejenigen, deren Leben durch das Schwinden jener wirksamen Fermentstoffe erstarrt ist. Die Stoffwanderung vollzieht sich daher in Form einer regelmässigen Bewegung durch alle Theile der Pflanze. Das Wasser, welches die aus dem Boden stammenden Nahrungsstoffe gelöst enthält, wird von den oberflächlichen Zellen der Wurzelrinde aufgenommen, es tritt aus diesen in das Holz der Wurzel

*) Darwin, insektenfressende Pflanzen, deutsch von Carus, 1876. v. Gorup-Besanez und Will, Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft, 1874. van Tieghen, compt. rend. t. 84, 1877.

über und steigt nun im Holze durch den Stamm und die Aeste in die Höhe, bis es zu den Blättern gelangt. In den letzteren werden die Nahrungsstoffe unter dem Einfluss des Lichtes in ihre organischen Verbindungen umgewandelt. Der so organisirte Nahrungssaft tritt nun aus den Blättern allmälig durch Gefässbündel und Zellen wandernd in diejenigen Theile der Pflanze über, in welchen er entweder unmittelbar verbraucht, oder in welchen er (wie in den Wurzelknollen, Zwiebeln, Früchten) aufgespeichert wird, um später den Verbrauchsorten zugeführt zu werden. Die Bewegung des organisirten Nahrungssaftes hat daher eine sehr verschiedene Richtung: häufig geht sie absteigend, zu den Wurzeltheilen, oft aber auch, je nach der Lage der Verbrauchs- und Reserveorte, aufsteigend oder horizontal. Die Eiweissstoffe und Fette bewegen sich hauptsächlich in den Gefässbündeln, die Kohlehydrate und Pflanzensäuren dagegen in den Parenchymzellen.

Das Aufsteigen des rohen Nahrungssaftes von der Wurzel bis zu den grünen Organen wird lediglich durch mechanische Kräfte vermittelt. Durch Osmose und Imbibition füllen sich zunächst die Zellen der Wurzel, die von dieser aufgenommene Flüssigkeit wird nun durch die Capillarattraction der Zellen des Stammes weiter gefördert, und von hier aus erhält dieselbe die Richtung nach den grünen Theilen durch die an der Oberfläche der letzteren stattfindende Wasserverdunstung. Auf ähnlichen Gesetzen beruht das Zurückfliessen des organisirten Nahrungssaftes nach den Aufbewahrungs- und Verbrauchsorten. Dass die Eiweissstoffe und Fette den Weg durch die siebförmig durchlöcherten Gefässbündel einschlagen, beruht auf ihrem Unvermögen, Zellmembranen endosmotisch zu durchdringen, während die löslichen Kohlehydrate und Pflanzensäuren leicht von solchen angezogen werden, daher sie vorzugsweise durch die geschlossenen Parenchymzellen wandern. Die schwer- oder unlöslichen Kohlehydrate (Stärke, Cellulose) gehen vor dem Antritt der Wanderung in lösliche Glycose über (§. 23). Dem organisirten Nahrungssaft wird seine Richtung durch die ansaugende Kraft gegeben, die theils von den Verbrauchsorten aus in Folge der Consumtion, theils von den Aufbewahrungsorten aus in Folge der zu starkem Wachsthum geneigten Beschaffenheit der dortigen Zellen einwirkt.

Da zur Bildung der Pflanzenbestandtheile Kohlehydrate und Eiweissstoffe gleich erforderlich sind, so kann man die Ernährung eines Pflanzentheils aufheben, wenn nur die Zufuhr einer dieser Stoffreihen unmöglich gemacht wird. Hierauf beruht es, dass, wenn man bei dycotilen Holzpflanzen die Rinde ringförmig durchschneidet, die unterhalb des Ringes gelegenen Theile verkümmern. Bei jenen Pflanzen liegen nämlich sämmtliche Gefässbündel in der Rinde, durch den Schnitt wird also die Zufuhr der Eiweissstoffe aufgehoben. Auf diesen Versuch gestützt, hat man früher angenommen, der organisirte Nahrungssaft bewege sich sämmtlich in der Rinde abwärts, während der rohe Nahrungssaft im Holze aufsteige. Diese Hypothese ist unrichtig, wie schon daraus hervorgeht, dass die Zellen des Holzes Kohlehydrate führen. Ausserdem aber enthalten in Pflanzen

mit Milchsaftgefässen oder mit Gefässbündeln innerhalb des Markes diese stets Eiweisskörper in reichlicher Menge.

Von den oben namhaft gemachten Kräften der Saftbewegung in der Pflanze sind zwei einer ungefähren Messung zugänglich, die Wurzelkraft und die Verdunstungskraft. Durchschneidet man eine Pflanze dicht oberhalb der Wurzel, und stellt die Wurzel in Wasser, so erhält man in der aus dem Durchschnitt austretenden Wassermenge ein annäherndes Maass für die Wurzelkraft. Stellt man dagegen einen abgeschnittenen Zweig mit dem Durchschnittsende in ein Wassergefäss, welches mit einem Manometer communicirt, so erhält man in dem Niveauunterschied der Quecksilbersäure des Manometers ein Maass für die bewegende Kraft der Verdunstung *).

B. Die Ernährung der Thiere.

§. 29. Nahrungsstoffe der Thiere.

Das Thier besteht gleich der Pflanze aus verbrennlichen und aus feuerbeständigen Verbindungen. Beide werden im Verlauf der Ernährung fortan aufgenommen und wieder ausgeschieden. Die feuerbeständigen Stoffe erfahren auch hier geringere Metamorphosen: viele derselben erscheinen in den Ausscheidungen in unveränderter Form wieder. Die verbrennlichen Stoffe aber nimmt das Thier als solche, in der Form, welche ihnen durch die chemische Thätigkeit der Pflanze gegeben wurde, von aussen auf. Zunächst gehen diese Stoffe in den Leib der pflanzenfressenden Thiere, aus diesem in den Organismus der Fleischfresser über. Die Hauptgruppen der Nahrungsstoffe, aus denen die Thiere ihre Gewebe bilden und ihren Kraftverbrauch bestreiten, sind demnach folgende:

1) Eiweisskörper. Sie werden in den verschiedenen Formen des pflanzlichen und thierischen Eiweisses verwendet (§. 16). Ein Theil derselben erfährt durch die Wirkung gewisser Verdauungsfermente eine Spaltung in die leicht diffundirbaren Peptone, welche theils sogleich weiter gespalten, theils vielleicht in den mit den Geweben in Berührung tretenden Ernährungsflüssigkeiten zu genuinen Eiweisskörpern restituirt werden. Aus den Eiweisskörpern der Nahrung bezieht das Thier seine sämmtlichen stickstoffhaltigen Gewebs- und Secretionsstoffe (Eiweisskörper, Leimstoffe, Lecithin, Hämoglobin, Mucin u. s. w.). Unter Sauerstoffaufnahme werden dann endlich diese Gewebsbestandtheile in stickstofffreie und stickstoffhaltige Producte gespalten. Die stickstoffreien Spaltungsproducte sind entweder sauerstoffärmer als Eiweiss, die Fette: diese werden theils eine Zeitlang als Reservematerialien für künftige Oxydationen in gewissen Geweben (Fettgeweben) abgelagert, theils verbrennen sie sofort vollständig unter weiterer Sauerstoffaufnahme. Oder die Spaltungsproducte sind sauerstoffreicher als Eiweiss, thierische Kohlehydrate (Glykogen, Inosit):

*) Sachs, Experimentalphysiologie der Pflanze, 1865.

sie pflegen nicht als bleibendere Gewebsbestandtheile sich anzusammeln, sondern fallen sogleich der weiteren Verbrennung anheim. Neben diesen stickstofffreien Producten entstehen bei der Spaltung des Eiweisses im Thierkörper stickstoffhaltige Körper, welche insgemein sauerstoffreichere Amidverbindungen darstellen und entweder sofort oder nach weiterer Oxydation in die thierischen Ausscheidungen übergehen.

Unter den nächsten Derivaten der Eiweisskörper haben nur Leim und leimgebendes Gewebe sowie Lecithin eine gewisse Bedeutung als Nährstoffe. Von ihnen schliesst sich aber das letztere, weil es leicht in Fettkörper und eine alsbald der weiteren Oxydation anheimfallende Amidbase (Neurin) zerfällt, den Fetten an. Nur Leim und leimgebende Substanz (ebenso Mucin) können in beschränktem Maasse als Aequivalente des Eiweisses dienen, doch nie als Ersatzmittel der Gewebe, sondern nur insofern, als durch ihre Oxydation die Zersetzung der genuinen Eiweissstoffe gemindert wird (Voit). Vollständig dem Eiweiss äquivalent ist dagegen das Hämoglobin, da nur der bei seiner Zersetzung sich abspaltende Eiweisskörper für die Ernährung in Betracht kommt. Elastin, Keratin, Chitin sind völlig unlöslich in den thierischen Verdauungssäften.

2) Fette. In der Form der meist übereinstimmenden pflanzlichen und thierischen Fette aufgenommen (§. 17), werden die Fette der Nahrung, wie es scheint, nicht zur Bildung von Reservefett (Fettgewebe) verwendet, sondern direct verbrannt (S. 112). Hierdurch und vermöge ihres hohen Wärmeäquivalents bilden aber die Fette eine wichtige Bezugsquelle für die Kraftleistungen des Thierkörpers.

3) Kohlehydrate. Sie werden vorzugsweise in der Form der pflanzlichen Kohlehydrate aufgenommen und spielen daher in der Ernährung des Pflanzenfressers und Omnivoren eine wichtigere Rolle als in derjenigen des Fleichfressers, bei welchem der Bedarf an stickstofffreiem Material, abgesehen von dem nur in der Säuglingsperiode zur Verwendung kommenden Milchzucker, fast ganz durch die Fette gedeckt wird. Unter den Kohlehydraten wird die Stärke am häufigsten und in der grössten Menge verbraucht. Ausserdem vermag der Pflanzenfresser erhebliche Mengen jugendlicher Cellulose zu assimiliren. Glycose, Rohr- und Milchzucker werden von allen Thieren leicht resorbirt. Nicht assimilirbar ist dagegen das Gummi. Alle ernährungsfähigen Kohlehydrate werden durch die Verdauungssecrete der Thiere in eine einzige Form, in Glycose (Traubenzucker) übergeführt. Der letztere verbrennt unter Sauerstoffaufnahme und betheiligt sich demnach wie das Fett, aber mit geringerem Wärmeäquivalent, an der Krafterzeugung.

Eine ähnliche Rolle wie den Kohlehydraten kommt ohne Zweifel einigen andern stickstofffreien Körpern zu, welche von den Thieren unter Sauerstoffaufnahme zu Kohlensäure und Wasser verbrannt werden können: so dem Alkohol, den sauerstoffreicheren Säuren (z. B. der Milchsäure).

Eine besondere Wichtigkeit hat jedoch, bei dem geringen Betrag ihrer Verbrennungswärme, die Oxydation dieser Stoffe im Thierkörper nicht.

4) Wasser und Aschenbestandtheile. Als allgemeines Lösungs- und Quellungsmittel hat das Wasser für den thierischen Körper eine ähnliche Bedeutung wie für die Pflanze. Ebenso kann bei einigen chemischen Processen im Thierkörper, wie bei der Umwandlung der Kohlehydrate in einander, bei der Verwandlung der Eiweisskörper in Peptone und umgekehrt, ein Ein- oder Austritt von Wasser stattfinden, so dass auch hier selbst bei völligem Gleichgewicht der Körperbestandtheile nicht nothwendig Ein- und Ausfuhr von Wasser vollständig sich decken werden, wenn auch eine Bindung des Wassers in dem Maassstabe wie in der chlorophyllhaltigen Pflanze im Thierleibe nicht vorkommt. Das ähnliche gilt in noch höherem Grade von der Schwefelsäure, welche in der normalen Nahrung der Thiere nur in sehr geringer Menge enthalten ist, während sie in den Ausscheidungen massenhafter auftritt, indem sie aus der Oxydation des Schwefels der Eiweisskörper und anderer schwefelhaltiger Gewebebildner hervorgeht. Während also in der Pflanze Schwefelsäure durch Reduction verschwindet, entsteht solche in dem Thierkörper durch die Wiederoxydation der pflanzlichen Reductionsproducte. Von den andern Aschenbestandtheilen treten zwar einzelne innerhalb des Thierkörpers in organische Bestandtheile ein, aber sie verlassen dieselben auch wieder in Folge der weiter fortgesetzten Stoffmetamorphose, so dass sie von dem Organismus im Allgemeinen in der nämlichen Form aufgenommen und ausgeschieden werden: so das Eisen, welches während seiner Wanderung durch den Thierkörper vorübergehend Bestandtheil des Hämoglobins bildet, und die Phosphorsäure, welche in die Zusammensetzung des Lecithins eingeht, so in weiterem Sinne die Alkalien, welche vorübergehend an organische Säuren (Gallensäuren, Harnsäure u. s. w.) gebunden werden. Ausser diesen sind aber im Allgemeinen alle jene unverbrennlichen Stoffe, welche wir als wesentliche Bestandtheile der Organismen kennen gelernt haben (§. 19), ebenso unentbehrliche Bestandtheile der Nahrung wie die drei erstgenannten Classen organischer Nahrungsstoffe; in gewissem Sinne sind sie unentbehrlicher als je eine der beiden stickstofffreien Verbindungsgruppen, da bei verschiedenen Organismen Kohlehydrate und Fette für einander eintreten, während die normalen Aschenbestandtheile der Nahrung, Schwefel, Phosphor, Chlor, Natrium, Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen (wozu in meist zurücktretender Menge Silicium und Fluor kommen), nie einander substituirt werden können.

§. 30. Ernährungsfunctionen der Thiere. Stoffbewegung im Thierkörper.

In dem Körper der zusammengesetzten Thiere unterscheiden wir folgende Ernährungsfunctionen:

1) Resorption. Als Resorptionsorgane functioniren alle diejenigen Theile, von denen aus Nahrungsstoffe dem Blute als der allgemeinen Er-

nährungsflüssigkeit zugeführt werden können. Die Bedeutung von Resorptionsorganen haben demnach a) die äussere Körperbedeckung, die jedoch bei den meisten und namentlich den höheren Thieren nur eine sehr schwache resorbirende Kraft besitzt, b) die Oberfläche des Verdauungskanals, welche die Hauptmasse der von aussen zugeführten Nahrung aufnimmt, c) die geschlossenen inneren Körperhöhlen (Peritoneum, Pleura, Pericardium, Gelenkhöhlen): die serösen Membranen, welche diese Höhlen überziehen, können theils die von ihnen selbst abgesonderten Flüssigkeiten, theils Lösungen, die von aussen in sie gebracht werden, aufsaugen, endlich d) die sämmtlichen Bindesubstanzgewebe. Das Bindegewebe vermittelt als die allgemeine Kittsubstanz der Organe die Aufsaugung der überschüssig angehäuften Ernährungsflüssigkeiten, es erhält eine resorbirende Bedeutung durch zahlreiche Kanäle und Gewebslücken, von denen es durchzogen ist. Neben dem eigentlichen Bindegewebe hat der Knochen ein bedeutendes Resorptionsvermögen, während dieses in dem Knorpel wegen seiner homogenen Intercellularsubstanz weit geringer ist. Der von den Resorptionsorganen aufgenommene Nahrungssaft wird von ihnen aus in besondere Kanäle, die Resorptions- oder Lymphgefässe geleitet, welche letztere ihn schliesslich dem Blute zuführen. Während die zwei erstgenannten Resorptionsorgane, Körperbedeckung und Verdauungskanal, die Aufnahme neu zugeführter Nahrungsstoffe bewirken, vermitteln die zwei letztgenannten, seröse Höhlen- und Bindesubstanz, einen intermediären Stoffkreislauf. Durch die Wirksamkeit dieser Resorptionsorgane wird wesentlich die vollständigere Ausnützung der Nahrungsstoffe ermöglicht, indem sie Bestandtheile, die schon einmal oder mehrmals im Blut die Gewebe durchwandert haben, abermals dem Blute zuführen.

2) Functionen der Ernährungssäfte (Assimilation und Stoffzersetzung). In dem Körper der zusammengesetzten Thiere unterscheidet man zwei Ernährungssäfte mit organisirten Elementartheilen: die Lymphe und das Blut. Lymphe heisst die in den resorbirenden Gewebslücken und Kanälen enthaltene Flüssigkeit, welche, nachdem sie in die grösseren Lymphkanäle gesammelt ist, schliesslich dem Blute sich beimengt. Auf diesem Wege wandeln sich die in der Lymphe enthaltenen farblosen Zellen allmälig in die hämoglobinhaltigen Zellen oder Cytoden des Blutes um, während die Flüssigkeit, in welcher jene Elementartheile suspendirt sind, zum Plasma des Blutes wird. Die zur Zeit der Verdauung aus dem Darm resorbirte Lymphe, welche durch ihren Reichthum an Nährmaterialien sich auszeichnet, wird auch als Chylus (Milchsaft) bezeichnet. Bei den niedersten Thierorganismen (Infusorien, Cölenteraten, den niedersten Würmern und Echinodermen) sind beide Ernährungssäfte von einander und theilweise sogar von der in dem Verdauungsraum enthaltenen Flüssigkeit noch nicht oder nur unvollkommen geschieden.

Von dem Blute oder den ihm äquivalenten Ernährungssäften der Wirbellosen geht einerseits die Neubildung der Gewebe aus, anderseits wird

durch diese Säfte den Geweben O zugeführt und aus ihnen die in Folge der Oxydation gebildete CO_2 nebst andern Zersetzungsproducten entfernt. Für die Einleitung der Oxydationsvorgänge kommt, wie schon früher (§. 23) bemerkt, dem Hämoglobin, als dem Sauerstoffträger, eine wichtige Rolle zu. Es ist daher bedeutsam, dass nur bei der höchsten Thierklasse, den Wirbelthieren, das Hämoglobin an besondere Zellen gebunden ist, während es bei den Wirbellosen entweder ganz fehlt oder, z. B. bei gewissen Würmern, aufgelöst in der Blutflüssigkeit vorkommt. Wahrscheinlich geht die Erneuerung der Gewebe von der Blutflüssigkeit, die mit der Krafterzeugung in unmittelbarem Zusammenhange stehende Oxydation dagegen von den hämoglobinhaltigen Blutkörpern aus. Die letzteren treten daher wohl überhaupt da auf, wo die Krafterzeugung eine energischere ist. Doch kann der nämliche Erfolg auch noch auf einem anderen Wege erreicht werden, indem nämlich der Luftsauerstoff unmittelbar mit den Körperorganen in Berührung gebracht wird, wie dies bei den Tracheen der Arthropoden der Fall ist.

Die beiden Ernährungssäfte, Lymphe und Blut, sind in einer fortwährenden strömenden Bewegung begriffen, welche zugleich die Haupttriebkraft abgibt für die ganze Stoffbewegung im Thierleibe. Als Motor dieser Bewegung functionirt der je nach der Vollkommenheit der Organisation einfacher oder verwickelter gebaute Herzmuskel. Contractile Gebilde von analoger Bedeutung sind sogar bei denjenigen Wirbellosen, bei denen sich die Ernährungsflüssigkeiten noch nicht gesondert haben, meistens zu finden (contractile Blasen der Infusorien, Magenschläuche der Medusen u. s. w.). Durch manchfache mechanische Bedingungen wird die Wirkung jener contractilen Centralorgane unterstützt: durch wechselnde Verengerungen und Erweiterungen der Gefässschläuche, durch Absonderungen aus dem Blute, manchmal bei niederen Wirbellosen durch die Contractionen der Körperbedeckung. Indem die Verzweigungen der Blutbahn in alle Organe und somit auch in die Organe der Resorption sich erstrecken, betheiligt sich das Blut in doppelter Weise an den Resorptionsvorgängen und ermöglicht dadurch den raschen Vollzug derselben. Es führt nämlich aus den Resorptionsorganen, namentlich aus der Darmwand, zur Resorption geeignete Stoffe hinweg, welche hier durch osmotische Strömung unmittelbar in die Blutbahn gelangen; sodann wird durch den mechanischen Druck, unter welchem die Blutsäule steht, ein Filtrat in die im engeren Sinne sogenannten Resorptionsbehälter und Resorptionsgefässe geliefert, welches die hier angesammelten Flüssigkeiten auf ihrem Rückweg in die Blutbahn weiter fördert. So ist der langsamen osmotischen Saftströmung der Pflanze gegenüber der Thierorganismus durch die Energie ausgezeichnet, mit welcher in ihm die Bewegung der Ernährungsflüssigkeiten von statten geht, und welche der grösseren Geschwindigkeit seines Stoffumsatzes entspricht. Diese letztere wird aber wieder dadurch bedingt, dass die Thiere Maschinen der Krafterzeugung sind, in welchen die den Kraftverbrauch deckenden Stoffe rasch

und in grosser Menge den Verbrennungsorten zugeführt werden müssen. Die Energie, mit der die Bewegungsapparate der Ernährungsflüssigkeit arbeiten, und die Energie der Krafterzeugung überhaupt stehen in einer nothwendigen Wechselbeziehung, weil jene selbst einen Theil der thierischen Kraftapparate ausmachen.

3) Ausscheidung der zersetzten Stoffe. Wir unterscheiden: a) intermediäre Ausscheidungen. So wollen wir jene Secrete nennen, welche dem Blute nicht verloren gehen, sondern entweder ganz oder theilweise wieder in dasselbe zurückkehren. Zu den intermediären Ausscheidungen gehören also die schon oben besprochenen Filtrate aus dem Blute, welche in die serösen Höhlen, in das Bindegewebe, die Lymphdrüsen u. s. w. transsudiren und von hier aus wieder resorbirt werden. Jeder Wiederersatz der Gewebe bei der Ernährung ist wahrscheinlich mit einer solchen intermediären Stoffbewegung verbunden, da von den aus dem Blut ausgeschiedenen Gewebssäften wohl immer nur ein Theil an Ort und Stelle verbraucht, der andere Theil aber entweder in das Blut zurück- oder in die Resorptionsgefässe übergeht. Als theilweise intermediäre Ausscheidungen sind sodann die Verdauungssecrete zu betrachten. Diese Flüssigkeiten erfüllen nicht nur eine bestimmte Function bei der Ernährung, indem sie die aufgenommenen Nahrungsstoffe chemisch zur Resorption vorbereiten, sondern ein mehr oder weniger beträchtlicher Theil derselben wird immer auch mit den Nahrungsstoffen vom Darm aus resorbirt. Ein anderer Theil verlässt allerdings mit dem unbrauchbaren Nahrungsrest den Körper, so dass diese Secrete den Uebergang bilden zu jenen, welche wir b) als definitive Ausscheidungen bezeichnen wollen. Durch sie werden die letzten Oxydations- und Spaltungsproducte, welche der Thierkörper aus den ihn zusammensetzenden Gewebsstoffen und aus den in ihm direct verbrannten Nahrungsstoffen erzeugt, nach aussen abgeschieden. Unter den intermediären Ausscheidungen kommen solche Säfte, die eiweissverdauende Fermente enthalten, im ganzen Thierreiche vor; solche, die Eiweiss in seiner Lösung verdauen, sind aber, wie es scheint, nur den Wirbelthieren eigenthümlich. Bei manchen Wirbellosen (Krebsen) ist ein dem pankreatischen ähnliches Ferment nachgewiesen, welches aus einer besonderen Drüse (der Leber der Anatomen) abgesondert und in die Magenhöhle ergossen wird. Eine Gallenabsonderung ist bei keinem Wirbellosen bis jetzt gefunden worden (Hoppe-Seyler). Die definitiven Ausscheidungen werden hauptsächlich durch drei Organe geliefert: Haut, Lungen oder Kiemen und Nieren, von denen die beiden ersteren die stickstofffreien gasförmigen Oxydationsproducte (Wasserdampf, Kohlensäure, flüchtige Fettsäuren), die letzteren die stickstoffhaltigen Excretionsstoffe (Harnstoff, Harnsäure u. s. w.) neben Wasser und Salzen nach aussen fördern. Haut und Lungen sind aber nicht blosse Excretionsorgane: in ihnen sättigt sich gleichzeitig, während die überschüssige Kohlensäure entfernt wird, die Hämoglobinzelle mit Sauerstoff. Bei den niedersten Wirbel-

losen ist die Haut das einzige Organ dieses Gaswechsels: ihre Bedeutung tritt in dem Maasse zurück, als besondere Respirationsorgane sich ausbilden, welche einen ungleich energischeren Oxydationsprocess ermöglichen. Auch besondere Organe der Stickstoffausscheidung, Nieren, gehören nur den entwickelteren Thieren an: bei niedereren Organismen gehen die stickstoffhaltigen Spaltungsproducte der Gewebe wahrscheinlich in die Verdauungshöhle zurück, aus der sie mit den unresorbirten Nahrungsresten entfernt werden. Bei den höheren Thieren ist auch in dieser Beziehung die Arbeitstheilung der Organe eine vollständigere: die Darmexcremente enthalten vorwiegend die nicht aufgenommenen Nahrungsmassen, welche, ohne in den Stoffwechsel einzugehen, den Körper durchwandern; in verhältnissmässig zurücktretender Menge sind ihnen jene zersetzten Secretbestandtheile beigemengt, welche von den Verdauungsflüssigkeiten herstammen. Durch die definitiven Ausscheidungen erhält sich das Gleichgewicht des Stoffwechsels. Indem sie fortwährend die verbrauchten Bestandtheile des Blutes entfernen, betheiligen sie sich an der allgemeinen Stoffbewegung im Thierkörper. Zersetzung und Ausscheidung gehen um so energischer vor sich, je mehr die Krafterzeugung eines Organismus sich steigert*).

2. Die Wechselwirkung der Kräfte im Pflanzen- und Thierkörper.

§. 31. Kraftwechsel der Pflanzen.

In Pflanzen und Thieren gehen, wie uns die Physiologie der Elementarorganismen gelehrt hat, chemische Processe verschiedener Art vor sich, von denen die einen lebendige Kraft, die von aussen zugeführt wird, verbrauchen, um sie in chemische Spannkräfte überzuführen, die andern die Spannkraft chemischer Verbindungen in lebendige Kraft zurückführen. In der Pflanze sind die ersteren Processe ganz vorzugsweise an die Wirkung des Chorophylls gebunden, während das farblose Protoplasma Spannkraft in lebendige Kraft umwandelt, welche letztere theils als Wärmeentwicklung, theils in der Form der Protoplasmabewegungen frei wird. In den zusammengesetzten chlorophyllhaltigen Pflanzen überwiegt nun der erstere Vorgang, die im Lichte geschehende Ansammlung chemischer Spannkräfte durch die chlorophyllhaltige Zelle, weitaus über die Processe der Erzeugung lebendiger Kräfte. Die Pflanze im Ganzen ist daher ein Apparat, durch welchen die lebendige Kraft des Sonnenlichts verbraucht und als chemische Spannkraft angehäuft wird. Das unmittelbarste Zeugniss für diese Richtung des Kraftwechsels der Pflanzen ist die Existenz der gesammten Pflanzen- und Thierwelt. Alle organischen Bestandtheile der Pflanzen und Thiere sind ver-

*) Hoppe-Seyler, Pflüger's Archiv, Bd. 14.

brennlich und liefern bei ihrer Verbrennung eine gewisse Summe lebendiger Kraft in der Gestalt von Wärme. Die Entstehung jener Bestandtheile ist aber an den Chemismus der chlorophyllhaltigen Zellen gebunden. Dieser muss daher die ganze Spannkraft erzeugt haben, welche überhaupt in den organischen Verbindungen, die in die Zusammensetzung der lebenden Wesen eingehen, enthalten ist. Ein weiterer Beweis für diese Transformation liegt in der Thatsache, dass die Wirkung der grünen Pflanzentheile nicht ohne Zufuhr lebendiger Kraft in der Form von Sonnenlicht vor sich geht, und dass Licht und Wärme in Folge des Vegetationsprocesses verschwinden. Für die Menge von Spannkraft, welche eine Pflanze auf diese Weise in sich ansammelt, gibt unmittelbar die lebendige Kraft, welche bei ihrer Verbrennung in der Form von Wärme entstehen kann, ein Maass ab; denn die nämliche Summe lebendiger Kraft, die sie in Gestalt von Verbrennungswärme liefern kann, muss sie bei ihrer Vegetation verbraucht und als Spannkraft in sich concentrirt haben.

In den Aetherwellen des Lichts strömt fortwährend eine unermessliche Summe lebendiger Kraft von der Sonne aus. Zwar ist es nach den Schätzungen Pouillet's nur $^1/_{2,300,000,000}$ der ganzen Leuchtkraft der Sonne, welcher unserer Erde zu gute kommt, und von diesem Bruchtheil wird wieder nur ein verhältnissmässig kleiner Theil zur Ansammlung von Spannkräften durch die Pflanzen verwendet. Nichts destoweniger bestreitet dieser nicht bloss den ganzen Kraftvorrath der lebenden Generation der Pflanzen und Thiere, sondern er hat ausserdem in den Resten früherer Vegetationen, in den Kohle- und Torflagern, ein gewaltiges Kapital von Spannkräften angehäuft.

§. 32. Kraftwechsel der Thiere.

Im Thierkörper überwiegt weitaus die entgegengesetzte Art des Kraftwechsels, die Rückverwandlung chemischer Spannkräfte in lebendige Kräfte. Die Formen lebendiger Kraft, die der Thierkörper nach aussen abgibt, sind Wärme und mechanische Arbeit der Muskeln. Nach der Analogie mit allen jenen Maschinen, in welchen durch chemischen Verbrauch Wärme und Bewegungskraft erzeugt werden, dürfen wir schliessen, dass es die in Folge der respiratorischen Sauerstoffaufnahme geschehende Oxydation der assimilirten Stoffe sei, aus welcher die Wärme und die bewegende Kraft entstehen, dass also im Thierkörper, ähnlich wie in der Dampfmaschine, Wärme und Bewegung durch Verbrennung erzeugt werden. Nach dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft aber muss bei gleich bleibender Zufuhr verbrennlicher Stoffe die frei werdende Wärme einen ihr äquivalenten Verlust an mechanischer Arbeit, oder die mechanische Arbeit einen äquivalenten Verlust an Wärme bedingen: denn das Quantum von Spannkraft, welches in die lebendige Kraft der Wärme übergeht, kann nicht gleichzeitig in die lebendige Kraft mechanischer Bewegung verwandelt werden und umgekehrt.

Wir besitzen leider bis jetzt über das Verhältniss der Wärmeentwicklung und der Arbeitsleistung eines Thierkörpers zu der in ihm stattfindenden

Verbrennung nur annähernde Schätzungen. Im Allgemeinen ergibt sich aber aus denselben die Richtigkeit der obigen Schlussfolgerungen. Dass sowohl gesteigerter Wärmeverbrauch wie erhöhte Arbeit eine vermehrte Zufuhr verbrennlicher Nahrungsstoffe erfordern, ist eine längst bekannte Thatsache. Die Untersuchung lehrt jedoch ausserdem, dass für beide Zwecke, für Wärme und Arbeit, der Mehrverbrauch vorzugsweise auf Kosten derjenigen Nährmaterialien geschieht, die durch ihren Kohlenstoffreichthum bei der Verbrennung die grösste Wärme- oder Arbeitsmenge zu liefern vermögen. Es sind daher vorzugsweise die Fette und Kohlehydrate, in geringerem Maasse die Eiweisskörper, deren Consumtion gesteigert wird, und dem entsprechend finden wir eine beträchtliche Zunahme der ausgeschiedenen Kohlensäure sowie des aufgenommenen Sauerstoffgases, während sich die stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte der Secrete in der Regel nur wenig an Menge vermehren. Diese Thatsachen sprechen für die Auffassung, dass die Eiweisskörper oder aus ihrer Umwandlung zunächst hervorgegangene stickstoffhaltige Körper vorzugsweise die Function von Fermenten besitzen, welche zur Unterhaltung des langsamen Verbrennungsprocesses in der thierischen Maschine geeignet sind. Dies schliesst aber nicht aus, dass sie nebenbei durch ihre eigene Zersetzung zu der Erzeugung von Wärme und Arbeit beitragen. So werden namentlich die stickstofffreien Spaltungsproducte, die von den Eiweisskörpern herstammen, gleich den übrigen stickstofffreien Materien ihren Nutzeffect bei der Verbrennung hervorbringen. Insofern das im Thierkörper aufgehäufte Reservefett hauptsächlich aus der Spaltung der Eiweisskörper hervorgeht (§. 23), wird denselben eine unter Umständen wichtige Aushülfe bei etwaigem Mangel direct verbrennlicher Nährstoffe zukommen.

Die Beobachtung lehrt, dass bei vermehrter Arbeitsleistung des Thierkörpers stets auch die Wärmbildung zunimmt. Auch in dieser Beziehung entspricht der thierische Organismus jenen Arbeitsmaschinen, in welchen die bewegende Kraft durch Verbrennung erzeugt wird. Denn je mehr eine Dampfmaschine leisten soll, um so stärker muss sie geheizt werden, und um so mehr Wärme geht durch Strahlung und andere Verluste verloren. Bei unsern Dampfmaschinen sind die genannten Verluste sehr beträchtlich: die wirklich producirte Arbeit beträgt hier höchstens $^1/_{10}$ des mechanischen Aequivalents der verbrannten Kohle. Im Thierkörper beläuft sich die geleistete Arbeit unter günstigen Umständen auf etwa $^1/_5$ vom mechanischen Aequivalent des consumirten Kohlenstoffs. Der thierische Organismus ist demnach als eine unübertrefflich günstig construirte Arbeitsmaschine zu bezeichnen.

Selbstverständlich kommt nicht alle lebendige Kraft, die durch den Verbrennungsprocess gebildet wird, als Wärme und Arbeit zum Vorschein, sondern ein Theil der erzeugten Wärme wird zur Erwärmung der aufgenommenen Nahrung und Respirationsluft verwendet, ein anderer wird bei der Wasserverdunstung in den Lungen latent. Nach einer ungefähren Berechnung von Helmholtz betragen

diese Verlustquellen, ungerechnet die Wasserverdunstung an der Hautoberfläche, nicht weniger als 22,5 Proc. der gesammten Verbrennungswärme, welche letztere man beim Menschen nach dem Verbrauch an Kohlenstoff auf mehr als 2 Millionen Wärmeeinheiten täglich schätzen kann.

Auf die Bedeutung der stickstofffreien Nährmittel für die Wärmebildung im Thierkörper hat zuerst Liebig hingewiesen. Dabei nahm er aber an, dass jene Nährmittel ausschliesslich zur Wärmebildung verwendet würden, und dass die Muskelkräfte in der Zersetzung der stickstoffhaltigen Gewebsbestandtheile ihre Quelle hätten. Er bezeichnete daher die Fette und Kohlehydrate als respiratorische, die Eiweisskörper dagegen als plastische Nährmittel. Diese Ansicht des berühmten Chemikers ist bis in die neuere Zeit auch bei den Physiologen im Allgemeinen die herrschende gewesen. J. R. Mayer war der Erste, der auf Grund des Princips der Erhaltung der Kraft Wärme und Arbeit als die zwei einer Quelle, der Verbrennung, entstammenden Aeusserungen lebendiger Kräfte im Thierkörper darstellte. Diese Auffassung ist dann durch eine Reihe von Thatsachen, welche wir in der spec. Physiologie der Wärmebildung und des Muskelstoffwechsels kennen lernen werden, unterstützt worden.

§. 33. Wärmeentwicklung der Organismen.

Die allgemeinste Form der lebendigen Kraft, in welche die chemische Spannkraft der die Pflanzen und Thiere zusammensetzenden Bestandtheile bei ihrer Oxydation innerhalb und ausserhalb der Organismen sich umsetzt, ist die Wärme. Die Pflanzen zeigen im Dunkeln in ihrer ganzen Masse, mit ihren nicht grünen Theilen auch im Lichte eine schwache Wärmeentwicklung, die rasch durch Strahlung und Verdunstung verloren geht. Ebenso wandelt sich die mechanische Kraft, welche in den Protoplasmabewegungen zum Vorschein kommt, in der Regel innerhalb der Pflanze schon in Folge der Reibung in Wärme um; nur selten übertragen pflanzliche Theile (Schwärmsporen, Spermatozoïden u. s. w.) mechanische Kraft nach aussen, welche demnach erst ausserhalb der Pflanze in Wärme transformirt wird. Ungleich bedeutender sind die Wärmemengen, welche der Oxydationsprocess im Thierleibe liefert, und welche durch Strahlung und Verdunstung verschwinden. Zugleich wandelt der thierische Organismus den zwar kleineren, immerhin aber einen erheblichen Theil der ihm zu Gebote stehenden Spannkräfte in mechanische Kraft um, welche an die Aussenwelt übertragen wird und erst hier allmälig durch die Reibungswiderstände, welche jede mechanische Leistung allmälig vernichten, in Wärme transformirt wird. So sind Pflanzen und Thiere während ihres Lebens fortan thätig, die von der Pflanze aus den Sonnenstrahlen gesammelten Spannkräfte grösstentheils unmittelbar, zu einem kleineren Theil mittelbar, nämlich nach vorheriger Umwandlung in mechanische Arbeit, in eine Form lebendiger Kraft, in Wärme überzuführen. Diese Wirkung der Organismen setzt sich aber noch über ihr Leben hinaus fort, indem alle Processe, durch welche die todte organische Substanz zerstört wird, Verbrennung, Verwesung und Fäulniss, darauf gerichtet sind, die in ihr noch vorhandenen Spannkräfte in Wärme zu verwandeln. Durch diese Tendenz betheiligen sich die Organismen an jenem

allgemeinen Naturprocess, welcher dahin geht, überhaupt alle Naturkräfte in die eine Form der Wärme überzuführen, und welcher nothwendig, falls das Universum als ein begrenztes vorausgesetzt wird, durch Ausgleichung aller Temperaturunterschiede jeden weiteren Kraftwechsel, also auch denjenigen Kraftwechsel, auf welchem die Existenz der Organismen beruht, endlich aufheben muss.

So weit nicht Wärme durch Verdunstung wieder latent wird, lässt sich die Wärmeentwicklung der Organismen an der Wärme, welche sie ausstrahlen, nachweisen. So zeigen die nicht grünen Theile vieler Pflanzen meistens eine etwas höhere Temperatur als ihre Umgebung (Dutrochet); diese steigert sich beträchtlich, wenn z. B. durch Anhäufung keimender Samen der Verlust durch Strahlung und Verdunstung gemindert wird. Ungleich bedeutender ist die Temperaturerhöhung, welche man an den lebenden Geweben der Thiere beobachtet. Um die Eigenwärme verschiedener Thiere zu vergleichen, benützt man am zweckmässigsten die Wärme des Blutes, da sie von äusseren Einflüssen am wenigsten abhängig ist. Nach ihrem Verhalten den wärmeableitenden Bedingungen gegenüber zerfallen sämmtliche Thiere in die zwei grossen Classen der Warm- und Kaltblüter. Bei den Warmblütern stehen Wärmeerzeugung und Wärmeableitung mit einander im Gleichgewicht. Sobald sich bei ihnen der Wärmeverlust vergrössert (durch kältere äussere Temperatur, verminderten Schutz u. s. f.), so steigert sich auch die Wärmeerzeugung durch vermehrten Stoffverbrauch, und zwar in dem Maasse, dass die Eigenwärme der inneren Theile, insbesondere des Blutes, constant bleibt. Aus diesem Grunde nennt man die Warmblüter auch gleichwarme (homöotherme) Thiere. Bei den Kaltblütern dagegen wird die Wärmeerzeugung durch ein Sinken der äusseren Temperatur, also der Wärmeableitung, nicht gesteigert, sondern herabgesetzt, und es nimmt im Gegentheil die Energie ihres Stoffwechsels mit steigender Temperatur zu. Zugleich ist aber bei ihnen die Wärmeerzeugung so gering, dass nie erheblich mehr Wärme producirt, als durch Verdunstung verausgabt wird. Die Temperatur solcher Thiere übersteigt daher immer nur wenig die Temperatur ihrer Umgebung; sie kann sogar dieser gleichkommen oder unter sie sinken, wenn dieselbe ziemlich hoch ist und eine beträchtliche Verdunstungskälte an der Oberfläche des Körpers entsteht. Da demnach die Eigenwärme der Kaltblüter wechselt mit der äusseren Temperatur, so nennt man sie auch wechselwarme (pökilotherme) Thiere. Der Unterschied zwischen warm- und kaltblütig ist zugleich insofern bedeutungsvoll, als bei den warmblütigen oder gleichwarmen Thieren schon sehr kleine Veränderungen in der Wärme ihrer inneren Theile den Tod des Organismus zur Folge haben. Zu den Warmblütern werden die Säugethiere und Vögel, zu den Kaltblütern die Reptilien, Fische und alle Wirbellose gerechnet. Doch trifft diese Eintheilung nicht überall zu, und ist es überhaupt kaum möglich eine scharfe Grenze zwischen beiden Reihen von Organismen zu ziehen.

Unter den warmblütigen Thieren haben die Vögel die höchste Eigenwärme (39,4—43,9° C.), eine etwas niedrigere die Säugethiere (sie schwankt zwischen 35,5 und 40,5° C.). Unter den letzteren gibt es mehrere, deren Temperatur im Winter beträchtlich sinkt, so dass sie gleichfalls nur wenig die Temperatur ihrer Umgebung übertrifft. Diese Thiere verhalten sich also in der kalten Jahreszeit gleich den Kaltblütern. Es gehören hierher die Fledermaus, der Igel, das Murmelthier, der Hamster und einige andere. Bei den Fischen und Amphibien schwankt die Temperatur zwischen einem Ueberschuss von 0,5 und 3° C. über die Temperatur der Umgebung, bei den Arthropoden beträgt dieser Ueberschuss 0,1 bis 5,8° C. Für die niederen Wirbellosen ist nach Valentin folgendes im Mittel der Ueberschuss über die umgebende Temperatur in Graden der hunderttheiligen Scala:

Cephalopoden	0,57
Uebrige Mollusken . .	0,46
Echinodermen	0,40
Medusen	0,27
Polypen	0,21.

Ueber den Stoffwechsel der Kaltblüter und seine Abhängigkeit von der äusseren Temperatur haben Marchand, Moleschott und unter Pflügers Leitung Hugo Schulz Untersuchungen an Fröschen ausgeführt. Der letztere Beobachter, dessen Versuche die zuverlässigeren sind, fand, dass der Frosch, wenn durch äussere Kälte die Eigenwärme seines eigenen Körpers auf 1° C. herabgesetzt war, kaum merkliche Spuren von CO_2 producirte. Bei 33—35° C. athmete er relativ (im Verhältniss zum Körpergewicht) ebenso viel CO_2 aus wie der Mensch. Daraus lässt sich schliessen, dass bei einer der des Menschen gleichkommenden Eigenwärme von 37° die Energie seines Stoffwechsels noch grösser sein würde. Da aber der Organismus des Kaltblüters einen so raschen Wiederersatz nicht gestattet, so ist natürlich die Folge, dass durch höhere Temperaturen sehr schnell seine Kraft consumirt wird.

Die kaltblütigen Thiere fallen bei beträchtlicher Erniedrigung der Temperatur in Winterschlaf. Auch die oben genannten Säugethiere, deren Eigenwärme im Winter bedeutend sinkt, besitzen den Winterschlaf. Nach den Beobachtungen Valentin's an winterschlafenden Murmelthieren ist das Sinken der Eigenwärme um so beträchtlicher, je tiefer der Schlaf der Thiere ist, so dass, während im Anfang des Winterschlafs der Unterschied der Eigenwärme von der äussern Temperatur noch gegen 30° C. beträgt, derselbe später bis auf 1,6° sinken kann. Diese Erniedrigung der Temperatur rührt nachweislich her von dem verminderten Verbrennungsprocess innerhalb des Thierkörpers. Sowohl die Einathmung von Sauerstoff als die Ausathmung von Kohlensäure nimmt während des Winterschlafs bedeutend ab, und zwar die Kohlensäureaushauchung noch beträchtlicher als die Sauerstoffaufnahme. Die erstere wird beim Murmelthier ungefähr um das 75fache, die letztere nur um das 41fache des im wachen Zustand stattfindenden Gaswechsels verringert*).

Ueber die Temperatur verschiedener Theile des menschlichen Körpers vergl. die specielle Physiologie.

---

*) Gavarret, la chaleur animale, 1855. Marchand, Journ. f. prakt. Chemie, Bd. 33. Moleschott, Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen. Bd. 2. Valentin, ebend., Bd. 1, 2 und 4. Schulz, Pflügers Archiv, Bd. 14.

§. 34. Kreislauf der Stoffe und Wanderung der Kräfte im Pflanzen- und Thierreich.

Ein vergleichender Blick auf die allgemeinen Gesetze der Ernährung der Pflanzen und Thiere zeigt, dass die Ernährungsprocesse in diesen Organismen rücksichtlich ihres allgemeinen Verlaufes wesentlich verschieden sind, dass aber eben wegen ihrer Verschiedenheit beide Processe innig mit einander zusammenhängen. Die Pflanze ist ein Reductionsorganismus. Ihre vorwaltende Thätigkeit geht auf Synthese zusammengesetzter Verbindungen aus einfacheren. Aus Kohlensäure, Wasser, Ammoniak oder Salpetersäure und einigen Salzen erzeugt sie unter Sauerstoffausscheidung ihre sämmtlichen Bestandtheile. Die wichtigsten dieser Bestandtheile, einige Kohlehydrate, die Fette und Albuminate, dienen dem Thier zur Ernährung. Es zersetzt sie theils unmittelbar, theils nachdem sie Bestandtheile seiner Gewebe geworden sind, indem es Sauerstoff aufnimmt und Kohlensäure ausscheidet. Das Thier ist daher ein Oxydationsorganismus, seine chemische Thätigkeit geht auf Spaltung complexer Verbindungen in einfachere. Die Endproducte dieser Oxydation und Spaltung sind Kohlensäure, Wasser, Ammoniak (oder diesen nahe stehende, leicht in sie zerfallende Körper) und Salze, also die nämlichen Stoffe, welche der Pflanze zur Nahrung dienen. So ergibt sich ein allgemeiner Kreislauf der Stoffe zwischen Pflanzen- und Thierreich. Beide Reiche der organischen Natur ergänzen sich. Die Pflanze assimilirt und organisirt die anorganischen Verbindungen, das Thier gibt seine organischen Bestandtheile wieder in anorganischer Form der Pflanze zurück. Aber während die Existenz der Thiere durch die chemische Werkstätte der Pflanzen bedingt ist, können diese unabhängig von der Thierwelt ihr Dasein fristen, da durch die Verwesung der Pflanzen selbst, durch Verbrennungen und atmosphärische Processe fortwährend die Stoffe wiedererzeugt werden, deren sie zu ihrer Ernährung bedürfen.

Bei der Ernährung der Pflanze geht lebendige Kraft des Sonnenlichts in die chemische Spannkraft der Bestandtheile der Pflanze über. Die Pflanze ist also ein Organismus, der in grossartigem Maassstabe lebendige Kraft in Spannkraft verwandelt. Das Thier consumirt die von der Pflanze erzeugten Stoffe und nimmt damit Spannkräfte in sich auf: jene Stoffe aber erzeugen durch ihre Verbrennung im Thierleibe lebendige Kraft, theils als frei werdende Wärme, theils in Form der von einem besondern Gewebe, dem Muskelgewebe, ausgehenden mechanischen Bewegung. Das Thier ist daher ein Organismus, der hauptsächlich chemische Spannkraft in lebendige Kraft überführt. Aehnlich wie in Bezug auf den Wechsel der Stoffe, so ergänzen sich Pflanze und Thier hinsichtlich des Wechsels der Kräfte. Doch in letzterer Beziehung ist die Ergänzung nur eine einseitige, nicht wie bei dem Stoffwechsel eine gegenseitige. Die Pflanze liefert dem Thier die

nothwendige Spannkraft, die von diesem in lebendige Kraft übergeführt wird. Aber die von dem Thier verausgabte lebendige Kraft tritt nicht in derjenigen Form auf, in der sie von der Pflanze wieder in Spannkraft zurückverwandelt werden kann. Die Pflanze bedarf stets neuer lebendiger Kraft, die sie aus den Sonnenstrahlen beziehen muss. Der ganze Kraftvorrath der organischen Welt stammt so von der lebendigen Kraft der Sonnenwärme und des Sonnenlichtes her. Die Pflanze erhält ihre Kraft direct aus den Sonnenstrahlen, das Thier durch Vermittlung der Pflanzen, welche die lebendige Kraft der Sonnenstrahlen als chemische Spannkräfte in sich gesammelt haben.

Den ganzen Kreislauf der Stoffe sammt der Wanderung der Kräfte fassen wir in dem folgenden Schema zusammen:

		CO_2, H_2O, NH_3 (NO_3H)			
Die Pflanze verbraucht	>	Lebendige Kraft der Sonnenstrahlen	Lebendige Kraft der Wärme und Arbeit	>	Das Thier erzeugt
↕					↕
		Kohlehydrate, Fette, Eiweisskörper			
Die Pflanze erzeugt	<	Chemische Spannkraft organischer Verbindungen		>	Das Thier verbraucht
		↔			

3. Die Fortpflanzung der Organismen.

§. 35. Zusammenhang der Fortpflanzung mit dem Stoffwechsel. Arten der Fortpflanzung.

Die Fortpflanzung der Organismen steht mit der Ernährung derselben im innigsten Zusammenhang. Ernährung und Fortpflanzung sind die zwei Grundfunctionen, an welche die Erhaltung der organischen Welt gebunden ist. Durch die Ernährung wird der Fortbestand des Einzelwesens, durch die Fortpflanzung der Fortbestand der Art gesichert. Die Ernährung besteht in einem Wechsel der Stoffe, die das Individuum zusammensetzen, die Fortpflanzung ist ein Wechsel der Individuen, aus denen die Art besteht.

Die Fortpflanzung setzt die Ernährung als Bedingung voraus. Der durch die Fortpflanzung gelieferte Keim, der sich häufig noch eine Zeit lang auf Kosten des Mutterorganismus entwickelt, wird aus Stoffen gebildet, welche dieser Mutterorganismus auf dem Weg der Ernährung sich angeeignet hat. Die Fortpflanzung bedingt daher einen Stoff- und Kraftverbrauch, welcher durch die Ernährung wieder restituirt werden muss, und durch welchen der Stoff- und Kraftverbrauch des individuellen Haushalts zu Gunsten der Art einen Abzug erleidet. Dieser Abzug ist im Allgemeinen relativ um so grösser, je beträchtlicher die Stoffconsumtion und je kleiner der anderweitige Kraftverbrauch des Organismus ist.

1) Je mehr Stoff ein Organismus bei der Ernährung assimilirt, um so grösser ist im Allgemeinen die in einer gegebenen Zeit für die Fortpflanzung verwendete Stoffmenge. Folgende Tabelle veranschaulicht dieses Gesetz für die verschiedenen Thierclassen:

Thierclasse.	Mittleres Verhältniss des Körpergewichts zu der jährlich durch die Fortpflanzung producirten Stoffmenge.
Vögel	100 : 104
Säugethiere	100 : 74
Arthropoden	100 : 58
Amphibien	100 : 38
Mollusken	100 : 32
Fische	100 : 23 *).

Die Thierclassen folgen in Bezug auf die relative Grösse ihrer Stoffconsumtion ungefähr in der durch die Tabelle angegebenen Reihefolge auf einander, die Reihenfolge des Stoffverbrauchs bei der Ernährung stimmt also mit der Reihenfolge des Stoffverbrauchs für die Fortpflanzung überein. Directere Beweismittel für das nämliche Gesetz sind: die grössere Fruchtbarkeit unserer Hausthiere ihren schlechter genährten wilden Stammeltern gegenüber, und die statistisch nachgewiesene Thatsache, dass nach fruchtbaren Jahren mehr Kinder geboren werden als nach einer Hungersnoth.

2) Je grösser der relative Kraftverbrauch für den individuellen Haushalt, um so kleiner ist die für die Fortpflanzung erübrigte Stoffmenge. Unter den Quellen anderweitiger Kraftconsumtion, welche die Fortpflanzungsgrösse beeinträchtigen, kommen vorzüglich folgende in Betracht:

a) Das Wachsthum. So lange ein Organismus noch im Wachsthum begriffen ist, ist er meistens zur Fortpflanzung nicht befähigt, obgleich die Stoffconsumtion oft bedeutender ist als im erwachsenen Zustand. Der Grund liegt hier zum Theil allerdings in der noch fehlenden Reife der Fortpflanzungsorgane, zum Theil aber auch in dem durch das Wachsthum geforderten Stoffverbrauch. Beim Menschen schliesst sich sogar in quantitativer Beziehung die Fortpflanzung unmittelbar an das Wachsthum an, denn die jährliche Wachsthumszunahme gegen Ende der Wachsthumsperiode beträgt ungefähr $^1/_{12}$ des Körpergewichts, und das Gewicht des während 9 Monaten entwickelten Neugeborenen ist ebenfalls nahehin $^1/_{12}$ vom Körpergewicht des Erwachsenen.

b) Die Wärmebildung. Der bedeutende Verbrauch, welchen die Wärmebildung fordert, bedingt einen merklichen Ausfall für die Fortpflanzung. Obgleich daher die kaltblütigen Thiere wegen ihrer weit geringeren Stoffconsumtion immer noch weniger Fortpflanzungsmaterial produciren als die Warmblüter, so ist doch die Menge des für die Fortpflanzung ersparten im Verhältniss zu dem überhaupt assimilirten Stoff bei ihnen viel bedeutender. Die Daten für die genaue Nachweisung dieses Gesetzes fehlen uns, aber die Richtigkeit desselben ist schon aus der obigen Tabelle zu ersehen, in der z. B. die mittlere Menge der Fortpflan-

*) Leuckart, Art. Zeugung, Wagner's Handwörterb. Bd. 4, S. 723.

zungsstoffe beim Fisch ein Viertheil von derjenigen beim Vogel beträgt, während doch die Grösse der Stoffconsumtion bei jenem unzweifelhaft noch um ein viel beträchtlicheres geringer ist. Ein weiterer Beweis für die Bedeutung der Wärmebildung liegt in dem Einfluss des Klimas. Die Thiere der heissen Zone sind bei uns meist unfruchtbar, während unsere Hausthiere unter den Wendekreisen fast doppelt so viele Nachkommen erhalten.

c) Die Muskelarbeit. Mit zunehmender Grösse gestaltet sich das Verhältniss zwischen Bewegungskraft und Masse der Thiere immer ungünstiger. Wenn die Masse der Muskeln zunimmt entsprechend der Gewichtsgrösse der Thiere, so hat damit die relative Bewegungskraft sich verringert, weil die Bewegungskraft nur im Verhältniss des Querschnitts der Muskeln, nicht im Verhältniss des Volumens oder Gewichtes wächst. Hieraus erklärt es sich, dass die Production von Zeugungsmaterial mit der Grösse der Thiere beträchtlich abnimmt. Es verhält sich z. B. die jährliche Production von Fortpflanzungsmaterial zum Körpergewicht beim Menschen = 7 : 100, beim Schaaf = 18 : 100, beim Meerschweinchen = 200 : 100. Auf den durch die Muskelarbeit geschehenden Verbrauch muss es auch ohne Zweifel bezogen werden, dass die Production im Allgemeinen um so kleiner wird, je grössere Schwierigkeiten dem Erwerb der zur Ernährung dienlichen Stoffe sich entgegenstellen. Daher haben z. B. die Eingeweidewürmer, die parasitischen Krebse eine enorme Fortpflanzungsgrösse. Pflanzenfressende Thiere sind meist productiver als fleischfressende, offenbar weil Pflanzenkost sich leichter verschaffen lässt: so liefern z. B. körnerfressende Vögel durchweg mehr Eisubstanz als fleischfressende.

Natürlich bedingt jede andere Abzugsquelle der durch die Ernährung assimilirten Stoffe in ähnlicher Weise eine verhältnissmässig geringere Production. So ist es bemerkenswerth, dass der Mensch im Vergleich mit den meisten andern warmblütigen Thieren im Verhältniss zu seiner Stoffconsumtion eine sehr kleine Productivität besitzt. Sein jährliches Fortpflanzungsmaterial ist höchstenfalls $^1/_{3000}$ des jährlich consumirten Materials, während dasselbe z. B. bei der Katze und bei der Taube nach meiner Berechnung etwa $^1/_{1000}$ beträgt.

Die Fruchtbarkeit der Thierindividuen ist um so grösser, je bedeutender die Stoffmenge ist, welche der Fortpflanzung anheimfällt, und in eine je grössere Zahl einzelner Keime diese Stoffmenge sich spaltet. Das gesammte Fortpflanzungsmaterial aber spaltet sich um so mehr, je geringer die Ausbildung ist, welche der einzelne Keim bei seinem Freiwerden aus dem Mutterorganismus besitzt. Es ist daher vorzüglich die Ausbildung, welche die Keime während ihres Zusammenhangs mit dem Mutterorganismus erfahren, auf welche es neben der Gesammtmenge des für die Fortpflanzung producirten Stoffs bei der Fruchtbarkeit ankommt.

Diese Ausbildung, welche die Keime vor ihrem Freiwerden nöthig haben, oder das Maass der embryonalen Bedürfnisse der Organismen hängt ab theils von der Eigenthümlichkeit der Organisation, theils von dem Medium, in welchem die Thiere leben. Rücksichtlich des ersteren Momentes bedürfen allgemein die warmblütigen Thiere einer weiteren Ausbildung als die kaltblütigen, da die Erhaltung der Eigenwärme schon eine beträchtliche Entwicklung bestimmter Organe, namentlich des Gefäss-

und Respirationssystems, und eine gewisse Grösse der Körpermasse voraussetzt. Bei den kaltblütigen Thieren wird daher sehr häufig schon der völlig unentwickelte Keim frei. Die ganze Entwicklung, selbst die Befruchtung fällt ausserhalb des Mutterorganismus. Bei den Vögeln geschieht zwar die Entwicklung gleichfalls ausserhalb des Mutterorganismus, aber der letztere versieht den Keim sogleich mit dem zur Entwicklung nöthigen Stoff und führt ihm während der letzteren die nöthige Wärme zu. Das Medium, in welchem die Thiere leben, ist insofern von Einfluss, als es dem Keim, der noch keine eigene Bewegungsfähigkeit besitzt, mehr oder weniger leicht seine Nahrungsstoffe zuführt. Desshalb werden die Keime der Wasserthiere im Allgemeinen früher selbständig als die Keime der Landthiere.

Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse lassen wir einen Auszug aus den von Leuckart zusammengestellten Tabellen hier folgen. Es ist in demselben unter der Productivität das Verhältniss des jährlich producirten Fortpflanzungsmaterials zum Körpergewicht des Mutterthiers, unter dem relativen Gewicht des Embryo das Verhältniss des Gewichtes eines reifen Embryo oder reifen Keims zum Körpergewicht des Mutterthiers verstanden. Die Fruchtbarkeit bedeutet die jährliche Zahl reifer Embryonen oder Keime.

	Körpergewicht in Grammen	Jährliche Production	Productivität	Relatives Gewicht des Embryo	Fruchtbarkeit
Mensch	55000	4000	7,3 : 100	7,3 : 100	1
Pferd	325000	25000	7,7 : 100	15,4 : 100	1/2
Kuh	175000	35000	20 : 100	20 : 100	1
Hund	22000	7920	36 : 100	2 : 100	18
Maus	20	59	295 : 100	8,5 : 100	35
Taubenhabicht	950	224	23,5 : 100	5,8 : 100	4
Strauss	40000	21600	54 : 100	3 : 100	18
Sperling	25	27,6	120 : 100	9,2 : 100	12
Haustaube	350	259	74 : 100	5,8 : 100	14
Leghuhn	900	4400	500 : 100	5 : 100	100
Eidechse	11	7	63,6 : 100	7 : 100	9
Blindschleiche	9	4,16	46 : 100	6 : 100	8
Ringelnatter	330	150	45,5 : 100	3,3 : 100	13
Frosch	52	8	15,5 : 100	0,008 : 100	2800
Stichling	1,23	0,3	24,4 : 100	0,12 : 100	180
Aal	23	3,3	14,3 : 100	0,23 : 100	60
Schleihe	150	30	20 : 100	0,0013 : 100	15000
Häring	165	37	23 : 100	0,0005 : 100	47000

Die erörterten Abhängingkeitsverhältnisse der Fortpflanzung von der Stoffconsumtion einerseits, von dem anderweitigen Kraftverbrauch anderseits lassen sich einfach durch folgende Gleichungen festhalten. Nennt man q die gesammte Menge der in einer gegebenen Zeit assimilirten Stoffe, h den für den individuellen Haushalt (Wärmebildung, Muskelarbeit u. s. f.) erforderlichen Verbrauch und m

das für die Fortpflanzung verwandte Material, so ist $m = q - h$. Bezeichnet man ferner die Fruchtbarkeit mit f und das Gewicht des einzelnen reifen Embryo mit p, so ist $f = \frac{m}{p}$.

Dis Fortpflanzung ist ein Vorgang, bei welchem zu bestimmten Zeiten während des individuellen Lebens gewisse Bestandtheile der Organismen zu Wesen derselben Art auswachsen und im Laufe dieses Wachsthums meistens vom Mutterorganismus sich lostrennen. Die Fortpflanzung kann entweder unmittelbar an die Vorgänge des plastischen Lebens sich anschliessen, indem sie durch Wachsthumsproducte (Knospen oder Theilstücke) eine Neuerzeugung von Individuen bedingt, oder sie kann in der Bildung abgesonderter entwicklungsfähiger Zellen (Keimzellen oder Sporen) bestehen, oder endlich sie kann geschehen, indem abgesonderte Zellen durch ihre Berührung mit andern Absonderungselementen derselben Species die Fähigkeit der Entwicklung empfangen. Darnach unterscheiden wir:

1) die ungeschlechtliche Fortpflanzung, als deren Unterarten:

a) die Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte,

b) die Fortpflanzung durch Keimzellen oder Sporen,

2) die geschlechtliche Fortpflanzung.

Neben diesen sicher nachgewiesenen Fortpflanzungsformen gibt es noch zwei andere Arten der Entstehung von Organismen, die als, übrigens in sehr verschiedenem Grade, hypothetisch bezeichnet werden müssen, nämlich:

3) die Urzeugung, eine Entstehung von Organismen ohne Fortpflanzung, durch directes Zusammentreten unorganisirter Bestandtheile, und

4) die Entstehung neuer Arten von Organismen in Folge allmäliger Veränderung der vorhandenen während ihrer Fortpflanzung durch sehr viele Generationen hindurch.

Der Begriff der Zeugung ist der allgemeine Begriff, der jede Art von Entstehung organischer Wesen in sich fasst. Durch sichere Beobachtung festgestellt ist aber nur die Zeugung durch Fortpflanzung, auf welcher die Fortexistenz der gegenwärtigen Schöpfung beruht. Unsere Betrachtung hat sich daher auch vorzugsweise mit der Fortpflanzung zu beschäftigen. Die Urzeugung und Zeugung durch allmälige Veränderung der Arten sollen hier nur als Erklärungsversuche in Betracht kommen, durch welche man das Räthsel der ersten Entstehung von Organismen zu lösen oder sich zu erleichtern strebte.

§. 36. Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

1) Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte. Dieselbe schliesst unmittelbar dem einfachen Wachsthum der Gewebe sich an. Es geht ihr stets ein totales oder partielles Wachsthum des Mutterorganismus voraus. Wächst der Mutterorganismus mehr oder weniger in seiner Totalität, um dann in zwei oder mehr Theile sich zu spalten, so liegt eine Fort-

pflanzung durch Theilung vor. Ist dagegen das Wachsthum ein partielles, so dass das neue Individuum an einer beschränkten Stelle dem Mutterorganismus aufsitzt, so ist eine Fortpflanzung durch Knospenbildung vorhanden. Uebrigens sind Theilung und Knospenbildung nur in ihren extremen Fällen deutlich von einander zu trennen, häufig kann das Fortpflanzungsproduct mit demselben Rechte als eine Knospe wie als ein Theilstück betrachtet werden. Beiden Formen der Fortpflanzung ist es eigen, dass die gezeugten Individuen oft noch eine lange Zeit, nicht selten sogar bleibend mit dem Mutterorganismus in Verbindung bleiben. Hierdurch schliesst sich diese Fortpflanzung noch inniger an das einfache Wachsthum an. Einen Organismus, mit welchem die als Wachsthumsproducte gezeugten Individuen in dauernder Verbindung bleiben, bezeichnet man als einen Individuenstock, speciell im Thierreich auch als Thiercolonie. Rücksichtlich seiner sämmtlichen anderweitigen Functionen, seiner Ernährung, Bewegung u. s. w. kann das zusammengesetzte Wesen sich wie ein einfaches verhalten, indem die einzelnen gezeugten Individuen sich als Organe eines einheitlichen Organismus darstellen und als solche von einander abhängig sind. Zusammengesetzte Organismen dieser Art sind die zusammengesetzten Pflanzen, unter den Thieren die Polypen, Bandwürmer, Ringelwürmer und einzelne Infusorien (die Vorticellenstöcke).

Die Fortpflanzung durch Theilung findet sich namentlich in der Classe der Infusorien, ausnahmsweise neben der Knospenbildung auch bei Polypen und Würmern, im Pflanzenreich bei den ein- und mehrzelligen Algen. Meistens ist sie eine Quertheilung, seltener eine Längstheilung (letzteres z. B. bei den Vorticellen). Viele niedere Thiere, Infusorien, Rhizopoden, Polypen, lassen sich künstlich in jeder beliebigen Richtung theilen, und jedes der Theilstücke wächst wieder zu einem ganzen Individuum aus.

Die Knospenbildung ist die verbreitetste unter den ungeschlechtlichen Fortpflanzungsformen. Bei allen zusammengesetzten Pflanzen beruht das Wachsthum des Individuenstockes neben der Theilung auf Knospen, bildung. Unter den Thieren findet sich die Knospenzeugung bei den Polypen-Scheibenquallen, Bryozoen, Tunicaten, Bandwürmern, Ringelwürmern. Die Knospen erscheinen entweder seitlich am Körper und werden dann als Lateralknospen bezeichnet oder in der Körperaxe, als Terminalknospen. Ein Beispiel lateraler Knospenbildung bieten die Polypenstöcke; bei den Pflanzen beruht das eigentliche Wachsthum meist auf Theilung der Zellen, während die Knospen gleichfalls lateral auftreten. Terminale Knospenbildung findet sich bei den Band- und Ringelwürmern: bei ersteren geschieht die Knospenbildung am einen Leibesende, bei letzteren in der Continuität der Leibesringel. Die laterale Knospenbildung entspricht der Längstheilung, die terminale der Quertheilung.

Eine grosse Analogie mit der Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte, namentlich durch Theilung, hat die Regeneration verloren gegangener Körper-

bestandtheile, die in den niedersten Thierclassen eine fast unbegrenzte ist, die aber selbst bei manchen nackten Amphibien (z. B. den Tritonen) zur Wiedererzeugung zusammengesetzter Organe, der Extremitäten, des Schwanzes u. s. w., führt. Die Regeneration schliesst sich zunächst an die künstliche Theilung an. In der That ist z. B. die bei der künstlichen Theilung unseres Süsswasserpolypen (Hydra viridis) geschehende Vermehrung der Individuen fast eben so gut eine Fortpflanzung durch Zerfall in einzelne Theilstücke zu nennen wie eine Regeneration der Theilstücke zu vollständigen Individuen.

Vom Standpunkt der Generationslehre können streng genommen alle zusammengesetzten Organismen als Individuenstöcke bezeichnet werden, weil die Theile dieser Organismen durch Zellentheilung und Knospenbildung Wachsthumsproducte erzeugen können. So lassen sich die Befruchtungsorgane der höheren Pflanzen als die zunächst durch ungeschlechtliche Zeugung entstandenen Geschlechtsindividuen eines Individuenstockes betrachten. Ebenso verhalten sich die gegliederten Körper der Echinodermen, Arthropoden und Wirbelthiere genetisch vollkommen wie Individuenstöcke, in welchen den einzelnen Gliedern die Rolle von Individuen zukommt. Der Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte pflegt aber die Entwicklungsgeschichte nur diejenigen Individuenstöcke zu subsumiren, deren einzelne Individuen eine solche Ausbildung besitzen, dass sie nach der Abtrennung von ihrem Stamm eines selbständigen Daseins fähig sind.

2) Fortpflanzung durch Keimzellen oder Sporen. Sie steht in der Mitte zwischen der Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte und der Fortpflanzung durch befruchtete Eier. Die Keimzelle entsteht bei den Thieren meist frei in der Leibeshöhle, durch eine Art innerer Knospenbildung, sie trennt aber sogleich sich von dem Mutterorganismus, und ihre Weiterentwicklung entspricht im wesentlichen der Entwicklung des Eies.

Im Pflanzenreich kommt die Fortpflanzung durch Sporen bei den Pilzen, Flechten und Algen, im Thierreich namentlich bei den Trematoden und Infusorien vor. Die Sporen trennen sich früher als die andern ungeschlechtlichen Keime und in einem relativ unausgebildeteren Zustande von ihrem Mutterorganismus.

3) Generationswechsel. Die beiden Formen ungeschlechtlicher Fortpflanzung finden sich weitaus in den meisten Fällen, vielleicht sogar immer, nicht als ausschliessliche Fortpflanzungsweisen, sondern sie setzen eine geschlechtliche Fortpflanzung voraus, mit welcher sie abwechseln. Bei diesem Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung sind dann in den meisten Fällen die geschlechtlich zeugenden Individuen überhaupt abweichend organisirt von den ungeschlechtlich zeugenden. Es zerfällt so die ganze Lebensgeschichte der Thier- oder Pflanzenspecies in zwei oder mehr Generationen, von denen die geschlechtliche gewöhnlich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung und die geschlechtslose durch geschlechtliche Fortpflanzung entsteht. Dieses abwechselnde und regelmässige Aufeinanderfolgen von ungeschlechtlich und geschlechtlich zeugenden Individuen innerhalb einer Species bezeichnet man als Generationswechsel.

Wenn man den Generationswechsel in seiner weitesten Bedeutung fasst, so kann man alle höheren Pflanzen demselben subsumiren. Wir haben oben

gesehen, dass man eine solche Pflanze als einen Individuenstock betrachten darf. Von den einzelnen Individuen dieses Stocks pflanzen diejenigen, welche die Achsenorgane der Pflanze zusammensetzen, ungeschlechtlich, durch Theilung und Knospenbildung, sich fort, und sie erzeugen am Schluss einer Reihe von Generationen die Geschlechtsindividuen, die Staubgefässe und Fruchtblätter, aus deren Befruchtungsfunctionen eine neue zunächst ungeschlechtliche Generation wieder ihren Ursprung nimmt. Eine noch grössere Analogie mit dem Generationswechsel der Thiere hat die Fortpflanzung der mit Stamm und Blättern versehenen Kryptogamen. Dagegen kommt bei den Pilzen, z. B. bei dem Mutterkornpilz, ein Wechsel der Fortpflanzung vor, der nicht dem eigentlichen Generationswechsel zugehört, indem bei ihm nur zwei verschiedene Formen ungeschlechtlicher Vermehrung auf einander folgen, eine Knospenzeugung und eine Sporenbildung. Immerhin ist es in diesen Fällen nach der Analogie mit den sonstigen Thatsachen des Generationswechsels wohl möglich, dass die Sporenzeugung sich, wie es schon mehrfach geschehen, als eine geschlechtliche Zeugung herausstellt.

Im Thierreich finden sich die ausgeprägtesten Beispiele von Generationswechsel, für die ursprünglich Stenstrup, der Entdecker desselben, diese Bezeichnung eingeführt hat, bei den Bandwürmern, Trematoden und Polypen. Man nennt hier diejenigen Thiere, welche auf geschlechtslosem Wege die Geschlechtsthiere erzeugen, die Ammen. Die Fortpflanzung der Amme kann auf dem Weg der Knospenbildung oder der Sporenbildung geschehen, sie kann entweder eine Reihe ungeschlechtlicher Generationen hervorbringen, bevor die Geschlechtsthiere entstehen, oder sie kann sogleich in erster Generation Geschlechtsthiere erzeugen. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Knospenbildung führt immer zu den Thierstöcken. Solche Thierstöcke sind die Bandwürmer und die Polypenstöcke. Jeder Bandwurm ist eine Colonie, bestehend aus der Bandwurmamme, dem sogenannten Kopf oder Scolex, und den durch Knospenbildung aus ihm hervorgegangenen Geschlechtsthieren, den Gliedern oder Proglottiden. Aus den Gliedern entstehen durch geschlechtliche Fortpflanzung blasenförmige Embryonen, deren jeder, wenn er die günstigen Bedingungen findet, sich wieder zu einem Scolex entwickelt. Wenn durch die Knospenbildung zunächst eine geschlechtslose Generation entsteht, so bildet sich ein Ammenstock. Die Röhrenquallen, Hydroiden, Scheibenquallen bilden solche Ammenstöcke. Wo die Larve mit dem ausgebildeten Thier eine längere Zeit in Verbindung bleibt, da finden sich stets zugleich noch anderweitige Arbeitstheilungen; ebenso bestehen diese zwischen den einzelnen Individuen der Ammenstöcke.

Auch bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Keimzellen, welche bei den Trematoden nachgewiesen ist, kommt zuweilen eine Aufeinanderfolge mehrerer Ammengenerationen vor. Es entstehen hier durch geschlechtliche Zeugung Embryonen, die zunächst immer zu Ammen von sehr abweichender Gestalt werden. Die Amme zeugt in ihrem Innern durch die Entwicklung hier vorhandener Keimzellen entweder noch einmal eine Ammenbrut oder eine Brut von sogenannten Cercarien, d. h. von Trematodenlarven, die sich von den geschlechtlichen Trematoden nur dadurch unterscheiden, dass sie einen Schwanz bilden, den sie aber später abwerfen, wodurch sie in wirkliche Trematoden übergehen.

Man hat die Ammenindividuen im Generationswechsel auch Larven genannt, indem man den Generationswechsel als eine Metamorphose auffasste,

die von der gewöhnlichen Metamorphose, wie z. B. die Insecten sie zeigen, nur insofern sich unterscheide, als sie auf zwei oder sogar mehr Generationen vertheilt sei. Da man nun überall das geschlechtsreife Thier, als das fertige Individuum betrachtet, so ist auch die Amme, als der noch nicht geschlechtlich entwickelte Zustand, der Larve analog.

Eine weitere Analogie bietet der von Weismann untersuchte Saison-Dimorphismus gewisser Schmetterlinge mit dem Generationswechsel dar. Er besteht darin, dass eine Art zwei oder mehr Generationen im Jahre erzeugt, eine Wintergeneration, deren Puppe den Winter überdauert, und deren Imago im Frühjahr auskriecht, und eine oder mehrere Sommergenerationen, welche ihren ganzen Entwicklungsgang in der warmen Jahreszeit abschliessen. Beide Generationen unterscheiden sich ausser durch ihre Lebensdauer noch durch ihre Färbungen, so dass sie für verschiedene Arten gehalten werden können. Bei einigen Arten gelingt es durch künstliche Temperatursteigerung statt der Winterform die Sommerform hervorzubringen *).

4) Parthenogenesis. Aehnlich dem Wechsel geschlechtlicher und geschlechtloser Individuen, wie der Generationswechsel innerhalb der nämlichen Species ihn zeigt, kommt bei gewissen Thieren ein Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung an einem und demselben Individuum vor. Am wichtigsten ist in dieser Beziehung der bei manchen Insecten nachgewiesene Wechsel zwischen der Production von Eiern, die durch Befruchtung, und von solchen, die sich unbefruchtet entwickeln, also den Keimzellen entsprechen. Diese Erzeugung sich unbefruchtet entwickelnder Eier bezeichnet man als Parthenogenesis (jungfräuliche Zeugung). Sie steht immer zu der Geschlechtseigenthümlichkeit der gezeugten Thiere in Beziehung, indem die befruchteten Eier einerseits und die unbefruchteten Eier anderseits Thiere von entgegengesetztem Geschlechte liefern. Bei den Bienen z. B. ist das befruchtete Ei weiblich, das unbefruchtete männlich.

Seit das durch A. Braun beschriebene Vorkommen der Parthenogenesis im Pflanzenreich durch neuere Untersuchungen zweifelhaft geworden ist, beschränkt man das Vorkommen derselben meistens auf gewisse Arthropoden. Am bekanntesten unter denselben sind die Bienen. Der Bienenstaat besteht aus einem ausgebildeten Weibchen, der Bienenkönigin, aus verkümmerten Weibchen, die keine Fortpflanzungsfunctionen verrichten können, den Arbeiterinnen, und aus den männlichen Bienen oder Drohnen. Die letzteren bevölkern aber nur transitorisch den Bienenstock, da sie im Herbst von den Arbeiterinnen vertrieben werden und dann zu Grunde gehen. Die Bienenkönigin macht im Frühjahr ihren Hochzeitsflug, auf dem sie befruchtet wird. Sie besitzt dann die Fähigkeit abwechselnd und nach Willkür männliche und weibliche Eier zu legen. Die ersteren, die Drohneneier, legt sie in die weiten Zellen, die letzteren, die Arbeiterinneneier, legt sie in die engen Zellen des Stocks. Eine unbefruchtete Königin wird drohnenbrütig, d. h. sie legt nur noch männliche Eier. Die Fähigkeit dieser willkürlichen Geschlechtsbestimmung der Eier durch die Königin hat nach Siebold ihre Ursache in

*) Weismann, Studien zur Descendenztheorie, I. 1875.

einem receptaculum seminis, welches die Königin besitzt, und in welchem sie lange Zeit, selbst 3—4 Jahre lang, den Samen aufbewahren kann. Aus dieser Samentasche befruchtet sie selbst das Ei bei seinem Durchtritt durch die Legröhre und wandelt dadurch das ohne Befruchtung männliche Ei in ein weibliches Ei um. Doch ist es keineswegs Regel bei der Parthenogenesis, dass das unbefruchtete Ei männlich, das befruchtete weiblich ist; bei den Sackträgern (Psychiden) z. B. findet das umgekehrte Verhältniss statt*).

§. 37. Geschlechtliche Fortpflanzung.

1) Die Geschlechtsdifferenz. Die geschlechtliche Fortpflanzung fordert nicht bloss einen Keim, der das Bildungsmaterial des entstehenden Thieres enthält, sondern ausserdem ein zweites Formelement, das durch seine unmittelbare Einwirkung erst jenen Keim zur Entwicklung anregt. Ei und Samen sind Ausscheidungsproducte, die entweder von einem und demselben Individuum oder von verschiedenen Individuen erzeugt werden. Die Vereinigung der Geschlechtsorgane auf demselben Individuum findet sich bei den meisten Pflanzen und bei den hermaphroditischen Thieren; der Dualismus der Geschlechter wird bei der Mehrzahl der Thiere und bei den diöcischen Pflanzen getroffen.

Auch wo beide Geschlechtsproducte von einem einzigen Individuum erzeugt werden, da ist doch sehr häufig eine Begegnung der Geschlechtsstoffe verschiedener Individuen zur dauernden Erhaltung der Art erforderlich. So hat sich selbst bei der Beobachtung der monöcischen Gewächse ergeben, dass eine zeitweilig eintretende gegenseitige Befruchtung unerlässlich ist, wenn die Generation nicht allmälig verkümmern soll. Bei den hermaphroditischen Thieren aber findet sich die gegenseitige Befruchtung noch viel allgemeiner, es reiht sich hier die Selbstbefruchtung durch ihr bloss vicariirendes Auftreten noch an die ungeschlechtliche Zeugung an.

Die Versuche von Gärtner haben gezeigt, dass, wenn man monöcische Gewächse vollkommen von ihres gleichen isolirt, die Samen mit der Zeit ihre Entwickelungsfähigkeit verlieren, und Darwin fand sogar, dass verschiedene Varietäten derselben Species bei wechselseitiger Befruchtung productiver sind. Theils durch die bewegte Luft, theils durch blüthenbesuchende Insecten wird der Samenstaub von einer Pflanze auf die andere übergeführt. Durch Darwin und Hermann Müller wurde nachgewiesen, dass der Vorderleib und die Mundtheile solcher Insekten, welche Blüthen besuchen, um aus ihnen Honig zu saugen, sehr häufig der Form der Blüthentheile vollständig entsprechen, so dass in manchen Fällen die Befruchtung einer Pflanze von dem Besuch bestimmter Insekten abhängt, welche letzteren wiederum in ihrer Ernährung auf die betreffende Pflanze angewiesen scheinen **). Unter den Zwitterthieren sind es namentlich die träge

*) v. Siebold, Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen, 1856, Parthenogenesis der Arthropoden, 1871.

**) Gärtner, über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse, 1844. Darwin, über die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und aus-

beweglichen, die als Schmarotzer lange Zeit isolirt lebenden, bei denen die Selbstbefruchtung möglicher Weise für die Erhaltung der Art eine Bedeutung hat. Bei den Schnecken macht die gegenseitige Lage der Geschlechtsorgane eine Selbstbefruchtung unmöglich. Bei den Salpen gelangen die weiblichen und männlichen Organe in verschiedenen Zeiten zur Entwicklung. Im Allgemeinen ist bei den hermaphroditischen Landthieren gegenseitige Befruchtung die Regel, bei den Wasserthieren scheint Selbstbefruchtung häufiger vorzukommen, hier bietet aber immer das Wasser die Möglichkeit, die Geschlechtsproducte verschiedener Individuen mit einander in Berührung zu bringen.

Sobald die Geschlechtsorgane der Thiere auf verschiedene Individuen vertheilt sind, erstreckt sich die Geschlechtsdifferenz selten ausschliesslich auf die Geschlechtsorgane, sondern sie tritt theils in der besonderen Ausbildung bestimmter Theile, welche das eine Geschlecht, am häufigsten das männliche, kennzeichnen, theils in der gesammten Organisation zu Tage. Beim männlichen Geschlecht sind in der Regel die Organe der animalen Functionen ausgebildeter, beim weiblichen nehmen meistens die Organe der Fortpflanzungsverrichtungen einen grösseren Raum ein. Die äusseren Geschlechtsverschiedenheiten des Menschen lassen sich grossentheils auf dasselbe Moment zurückführen.

Das Minimum der Geschlechtsdifferenz im Thierreich besteht darin, dass sich dieselbe, wie z. B. bei den meisten Fischen, auf das Vorhandensein verschiedener Geschlechtsdrüsen beschränkt. Eine ausgebildetere Geschlechtsdifferenz tritt meistens erst auf, wenn an den Zuleitungswegen der Geschlechtsdrüsen Begattungsorgane entstehen, die in beiden Geschlechtern durchgängig identisch angelegt sind, sich aber der verschiedenen Function entsprechend in verschiedener Weise weiter entwickeln. Sehr häufig treten dann bei den männlichen Thieren weitere Organe auf, die mehr in mittelbarer Beziehung zu den Begattungsverrichtungen stehen oder als äussere Merkmale der Geschlechtsdifferenz kennzeichnend sind, so der Sporn und Kamm des Hahnes, das Geweih der Hirsche, die Klammerorgane männlicher Käfer, der besondere Farbenschmuck männlicher Vögel u. s. w.

Der Umstand, dass bei den männlichen Thieren die Organe der animalen Functionen, also besonders Scelet und Muskeln, kräftiger entwickelt sind, bedingt es, dass meistens auch die männlichen Thiere eine bedeutendere Körpergrösse besitzen. Der grössere Raumumfang der Fortpflanzungsorgane bei den weiblichen Thieren liegt dagegen theils in der bedeutenderen Grösse der weiblichen Geschlechtsproducte, theils darin begründet, dass der Embryo von dem weiblichen Thier sehr oft bis zu einer gewissen Stufe der Entwicklung beherbergt wird. Die Unterschiede in den Proportionen der männlichen und weiblichen Gestalt des Menschen deuten auf dieselbe Ursache hin. Das männliche Scelet ist in allen seinen Dimensionen grösser als das weibliche, an diesem fällt nur sogleich der grössere Unterleibsraum, überhaupt die grössere Längenausdehnung des ganzen Rumpfes gegenüber dem Längsdurchmesser der Extremitäten und des Kopfes in die Augen.

---

ländischer Orchideen durch Insekten. A. d. Engl., 1862. H. Müller, die Befruchtung der Blumen durch Insekten, 1872.

Die Ursachen der Geschlechtsdifferenz sind uns noch unbekannt. Es lassen sich bis jetzt nur einzelne Momente namhaft machen, die auf die Bestimmung des Geschlechtes von Einfluss sind.

Die hauptsächlichsten dieser Momente scheinen folgende zu sein:

1) Die Ernährung des Mutterorganismus und die auf dieselbe influirenden Ursachen. Bei allen diöcischen Pflanzen hat man beobachtet, dass Wärme, Licht und Trockenheit die Entwicklung des männlichen, Feuchtigkeit und Düngung die Entwicklung des weiblichen Geschlechtes begünstigen (Knight). Unsicherer sind die in dieser Beziehung an Thieren angestellten Beobachtungen. Nach Einigen soll auch hier eine günstigere Ernährung die Entwicklung des weiblichen Geschlechtes bevorzugen. Wappäus hat jedoch an der Statistik von Schweden nachgewiesen, dass Hungersnoth und Misswachs keinen ersichtlichen Einfluss auf das Verhältniss der männlichen und weiblichen Geburten besitzen, und dieser Statistiker ist daher geneigt anzunehmen, dass die Ernährungsverhältnisse von keinem hervorragenden Einflusse seien *).

2) Die Individualität des Vaters und der Mutter. Zunächst scheint das Alter der Eltern für die Entwicklung des Geschlechtes von Bedeutung zu sein, indem jeder Organismus eine um so grössere Neigung besitzt, bei der Zeugung sein eigenes Geschlecht hervorzubringen, je älter er ist. Es kommt also wesentlich auf das Altersverhältniss zwischen Vater und Mutter an. Das höhere Alter des Vaters bringt das männliche, das höhere Alter der Mutter das weibliche Geschlecht zum Uebergewicht. Ausserdem scheinen noch andere Eigenthümlichkeiten in der Individualität beider Eltern bestimmend zu sein. Darauf deutet z. B. hin, dass sehr fruchtbare weibliche Individuen und solche, die sich durch Mehrgeburten auszeichnen, gewöhnlich einen Ueberschuss männlicher Nachkommen besitzen. Der Einfluss des Alters ist namentlich durch die sorgfältigen Beobachtungen Hofacker's an Haussäugethieren und am Menschen nachgewiesen. Wir geben hier beispielsweise eine Tabelle über den Einfluss des Altersverhältnisses, die von Sadler aus den Geschlechtsregistern der englischen Pairs zusammengestellt ist.

Verhältniss der männlichen zu den weiblichen Geburten.

Vater jünger als die Mutter . .	86 : 100
Vater eben so alt	94 : 100
Vater 1—6 Jahre älter	103 : 100
Vater 6—11 Jahre älter . . .	126 : 100
Vater 11—16 Jahre älter . . .	147 : 100
Vater über 16 Jahre älter . . .	163 : 100.

Das mittlere Verhältniss der geboren werdenden Knaben zu den Mädchen ist in den europäischen Ländern 105 : 100. Dieses Verhältniss ist ohne Zweifel durch das Altersverhältniss der in die Ehe Tretenden, wie es die Sitte festgestellt hat, bedingt. Auch in den aussereuropäischen Ländern ist nach Wappäus das Verhältniss nahehin das nämliche, ausgenommen in Australien, wo die grosse Seltenheit der Frauen eine sehr frühe Heirath derselben verursacht, und wo daher der Knabenüberschuss bedeutender ist (120,9 : 100). Die grössere Sterb-

*) Ploss, über die die Geschlechtsverhältnisse der Kinder bedingenden Ursachen. 1858. Wappäus, allgemeine Bevölkerungsstatistik, Bd. 2.

lichkeit der Knaben in den ersten Jahren nach der Geburt bedingt es übrigens, dass, trotz dieses ungleichen Verhältnisses der Geburten, in den meisten Ländern gegen die Zeit des Pubertät hin eine Gleichheit in der Zahl der Individuen beiderlei Geschlechts eintritt *). Endlich hat man noch behauptet, dass die Zeit der Befruchtung des Eies auf das Geschlecht von Einfluss sei. Kühe, deren Eier im Anfang der Brunst befruchtet werden, sollen nach Thury Kuhkälber, solche, deren Eier später befruchtet werden, Stierkälber gebären. Versuche an Hühnern und Kaninchen haben jedoch diese Angabe nicht bestätigt **).

2) Die Geschlechtsproducte. Das Ei ist in allen Thierclassen von übereinstimmender Beschaffenheit. Es besitzt die wesentlichen Bestandtheile der Zelle. Den Zelleninhalt bezeichnet man als Dotter, die Zellmembran als Dotterhaut und den Zellkern als Keimbläschen. Das letztere, das sich gewöhnlich als ein einen flüssigen Inhalt umschliessendes Bläschen nachweisen lässt, enthält, meist an einer Stelle seiner Peripherie aufsitzend, den aus einem oder mehreren dunkeln Körperchen bestehenden Keimfleck. An der Dotterhaut vieler Eier ist eine besondere Oeffnung nachgewiesen, durch welche die Samenkörperchen bei der Befruchtung in den Dotter eindringen, die Mikropyle.

Unter diesen Bestandtheilen scheint es der Kern zu sein, von welchem die Entwicklung ausgeht, während der Eidotter die Anlage zu dem Embryo liefert. Sämmtliche thierische Eier kann man in zwei Classen eintheilen, je nachdem entweder der ganze Dotter das Material zur Entwicklung des Embryo bildet, oder nur ein Theil des Dotters hierzu verwandt wird, und der andere Theil zur Ernährung des Embryo dient. Die Eier, deren ganzer Dotter unmittelbar in die Bildung der Gewebe des Embryonalkörpers eingeht, bezeichnet man als Eier mit totaler Furchung (holoblastische Eier), die Eier, deren Dotter in einen Bildungsdotter und einen Ernährungsdotter zerfällt, als Eier mit partieller Furchung (meroblastische Eier).

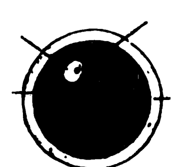
Als Typus der holoblastischen Eier kann das Säugethierei, als Typus der meroblastischen das Vogelei dienen. Das Säugethierei (Fig. 18) lässt deutlich die wesentlichen Bestandtheile der Zelle unterscheiden. Seine Dotterhaut ist ziemlich dick und von durchsichtiger Beschaffenheit (zona pellucida). Der Dotter zeigt in einer homogenen Flüssigkeit zahlreiche feine Körnchen und Fettmolecüle. Endlich das Keimbläschen, dem die Bedeutung des Kerns zukommt, ist ein mit klarer Flüssigkeit erfülltes und von einer sehr zarten Membran umschlossenes Bläschen, das etwas excentrisch liegt und einen Keimfleck enthält. Dagegen hat das

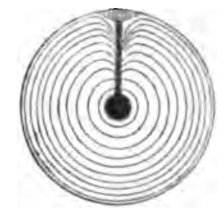
---

*) Hofacker, über die Eigenschaften, welche sich von den Eltern auf die Nachkommen vererben. Quetelet, sur l'homme, t. I. Wappäus, allgemeine Bevölkerungsstatistik, Bd. 2.

**) Thury, Erzeugung der Geschlechter, 1864. Coste, comptes rendus, 60, 1865.

Vogelei (Fig. 19) eine weit zusammengesetztere Beschaffenheit. Die Dotterhaut führt hier an ihrer Innenfläche eine Schichte von kleinen Plasterepithelzellen, die aber bei der Reifung des Eies allmälig zerfallen. Der Dotter selbst besteht aus dem Bildungsdotter und aus dem Nahrungsdotter. Der Bildungsdotter ist der kleine weisse, nach oben gelegene Fleck unmittelbar unter der Dotterhaut, den man als Hahnentritt, Narbe oder Keimscheibe bezeichnet (cicatricula, discus proligerus). Von ihm aus geht ein weisslicher Streifen bis in den Mittelpunkt des Dotters, zur Dotterhöhle. Die Keimscheibe ist aus Körnchen und Fettmolecülen zusammengesetzt, in deren Mitte das Keimbläschen eingebettet liegt. Die Dotterhöhle nebst dem sie mit der Keimscheibe verbindenden weissen Strang ist sehr dünnflüssig und enthält nur wenige kleine Bläschen und Fetttröpfchen. Diesen ganzen mittleren Theil des Vogeldotters nennt man auch den


Fig. 18. Säugethierei.


Fig. 19. Dotter eines Vogeleies.

weissen Dotter. Er ist in concentrischen Schichten von dem weit massereicheren gelben oder Nahrungsdotter umgeben. Der gelbe Dotter besteht in seiner anfänglichen Entwicklung aus Elementen, die sich deutlich als Zellen ausweisen, deren Membran und Kern aber später verloren gehen, und deren Inhalt sich immer mehr mit Fettkörnchen erfüllt. Das vollkommen reife Ei enthält daher als ausgebildete Zelle nur noch das Keimbläschen. Der Unterschied zwischen Säugethier- und Vogelei besteht somit im Wesentlichen darin, dass jenes eine einfache Zelle ist, in der erst in Folge der Befruchtung ein endogener Vermehrungsprocess beginnt, während dieses eine Zelle ist, die schon im Verlauf ihres Wachsthums eine Menge kleinerer Zellen durch Theilung ihres Inhalts erzeugt hat. Dabei betrifft aber dieser Vermehrungsprocess vor der Befruchtung den Nahrungsdotter, während die Zellenvermehrung nach der Befruchtung allein im Bildungsdotter von statten geht.

Da das Säugethierei nur $^1/_5$—$^1/_{10}$ Mm. im Durchmesser hat, während das Vogelei meist die Grösse von mehreren Cm. erreicht, so musste schon dieser Grössenunterschied neben der sonstigen Differenz den Verdacht erwecken, dass nur ein Theil des Vogeleies dem ganzen Säugethierei entsprechen möchte. So hielt denn auch v. Baer, der Entdecker des Säugethiereies, das Vogelei für das Analogon des Eierstockfollikels, sein Keimbläschen allein für das dem Säugethierei entsprechende Gebilde, und noch gegenwärtig vertritt His die Ansicht,

dass der Nahrungsdotter des Vogeleies aus eingedrungenen Epithelzellen des Graaf'schen Follikels sich entwickle. Auch die Bildung des Fischeies erfolgt nach ihm in der nämlichen Weise. Die Mehrzahl der Beobachter hält jedoch an der namentlich von Reichert und Kölliker begründeten Anschauung fest, dass der ganze Vogeldotter mit seiner Dotterhaut einer einfachen Zelle äquivalent sei. Dagegen ist allerdings bei zahlreichen Wirbellosen, namentlich bei Insekten und Würmern, eine durch Verschmelzung mehrerer Zellen erfolgende Eibildung nachgewiesen. Nach Pflüger ist die zona pellucida des Säugethiereies, welche die meisten Beobachter für dessen eigentliche Dotterhaut ansehen, eine Eiweissschichte, welche auf einer darunter liegenden zarten Membran aufgelagert sei*).

Der Same besteht aus zahlreichen beweglichen Elementen, den Samenkörperchen, und einer zähen Flüssigkeit, in welcher sich dieselben bewegen. Die fast überall wiederkehrende Grundform der Samenkörperchen ist die lineare Form eines Haares mit verdicktem vorderem Ende, dem Kopf, und zugespitztem hinterem Ende, dem Schweif. Bei manchen niederen Thieren finden sich jedoch auch Samenkörperchen von Kern- oder Zellenform. Alle Samenkörperchen entwickeln sich aus Zellen, die morphologisch der Eizelle entsprechen. Diese männlichen Keimzellen erfahren noch innerhalb der Geschlechtsdrüse eine Umwandlung, welche dem Furchungsprocesse des befruchteten Eies ähnlich ist, ihr Inhalt zerfällt nämlich in Tochterzellen, deren jede zu einem Samenkörperchen auswächst. Ueber die Bewegungen dieser Elemente vgl. §. 25.

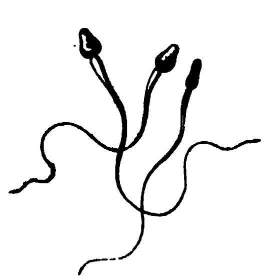


Fig. 20. Samenkörperchen vom Menschen.

3) Befruchtung und Entwicklung. Die einfachste Form geschlechtlicher Fortpflanzung, wie sie bei gewissen Algen und Infusorien gefunden wird, ist die Conjugation: indem die zwei Individuen, die in diesem Fall zugleich einfachen Zellen morphologisch äquivalent sind, mit einander verwachsende Theile ihres Leibesinhaltes austauschen, gewinnt der letztere die Eigenschaft eines Blastems, in welchem neue Keime entstehen. Wahrscheinlich spielt hierbei die Verschmelzung der Kerne wie überall bei der Vermehrung der Elementarorganismen eine wesentliche Rolle (vgl. §. 26). Auf den höheren Entwicklungsstufen des Pflanzen- und Thierreichs sondern dagegen stets die Individuen differente Geschlechtsproducte, Keimzellen (Eier) und Samenelemente, ab, welche in ihrer Vereinigung den sich entwickelnden Keim darstellen. Am thierischen Ei wird diese Wechselwirkung meistens durch einen Canal in der Dotterhaut, die Mikropyle, vermittelt, durch welchen die Samenkörperchen eindringen. Nur an solchen Eiern, deren Umhüllung eine sehr weiche Beschaffenheit besitzt, so dass sie der ein-

*) Hubert Ludwig, über die Eibildung im Thierreiche, 1874. Kölliker, Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., 1876. Pflüger, die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen, 1863.

dringenden Bewegung der Samenelemente keinen erheblichen Widerstand entgegensetzen, wie z. B. an den Eiern der Säugethiere, scheint die Mikropyle zu fehlen. Schon vor dem Eintritt der Befruchtung gehen an dem Ei einige wesentliche Veränderungen vor, durch welche dasselbe wahrscheinlich erst befruchtungsfähig wird. Diese bestehen darin, dass das Keimbläschen aus der Mitte des Eies an die Peripherie des Dotters tritt und dann allmälig sich auflöst, während der Keimfleck aus ihm verschwindet und wahrscheinlich in den nun in der Mitte des Eies auftretenden Eikern übergeht. Wahrscheinlich erfolgt die Befruchtung regelmässig nur durch ein in den Dotter gelangtes Spermatozoon, welches hier seinen fadenförmigen Anhang verliert, während um den Kern oder Kopf der

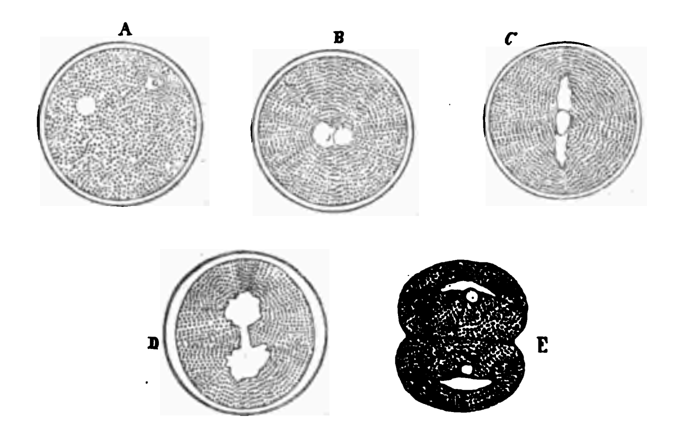


Fig 21. Erste Stadien der Befruchtung. (Ei des Seeigels, nach O. Hertwig.)

körnige Dotterinhalt strahlenförmig sich anordnet. Dieser Kern, der Samenkern, bewegt sich auf den Eikern zu und verschmilzt mit ihm. Das so entstandene einheitliche Kerngebilde, um welches der Dotter strahlenförmig angeordnet bleibt, bildet als erster Furchungskern den Ausgangspunkt der nun eintretenden Dotterfurchung, einer endogenen Zellenvermehrung, welche im Allgemeinen nach der Regel der Zweitheilung vorwärts schreitet. Sie erfolgt, indem zunächst um den Kern ein lichter Hof sich ansammelt, in welchem allmälig der Kern selbst verschwindet, während der lichte Hof in zwei durch ein schmales Mittelstück verbundene lichte Stellen sich trennt. In diesen treten dann neue Kerne auf, während das verbindende Mittelstück verschwindet und der Dotter in zwei Hälften um die beiden neuen Furchungskerne sich sammelt. Die Fig. 21 zeigt diese Entwicklungsvorgänge in ihren Hauptphasen. In A sieht man rechts den aus dem eingedrungenen Spermatozoon entstandenen Spermakern, links den Eikern; in B ist die Art ihrer Vereinigung dargestellt. C, D und E zeigen dann die Bildung der lichten Höfe um den ersten Furchungskern und den

zu seiner Zweitheilung sowie zur Bildung der beiden ersten Dotterkugeln führenden Process. Nachdem so der ganze Dotter in zwei Hälften geschieden ist, trennt sich jede derselben wieder in zwei Hälften, u. s. f. (Vergl. Fig. 16, S. 133.) Nicht in allen Fällen wird aber der ganze Dotter von der Furchung betroffen (totale Furchung), sondern zuweilen ist es nur ein Theil desselben, welcher in dieser Weise zerklüftet wird (partielle Furchung); der nicht gefurchte Theil des Dotters dient dann als Nahrungsdotter. (S. oben S. 170.) Ausserdem kommt es im weitern Verlauf der Furchung bei vielen Eiern vor, dass die verschiedenen Theile ihres Inhalts mit verschiedener Geschwindigkeit sich theilen. Am Ende des Furchungsprocesses ist aus dem Dotter ein Haufe von Zellen geworden (Fig. 22), welcher darauf in zwei Zellenlagen, eine äussere und innere, sich sondert. Indem nun das Ei weiter wächst, bildet sich im Innern desselben eine Höhle, die



Fig. 22. Letztes Stadium der Dotterfurchung.

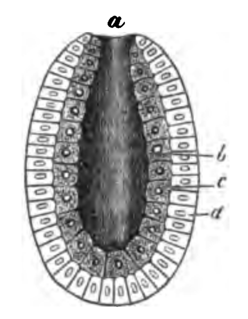


Fig. 23. Primitive Thierform (s. g. Gastrula nach Häckel).

primitive Darmhöhle, als deren Auskleidung die innere Zellenlage erscheint, während die äussere die primitive Körperbedeckung darstellt. Aus diesem Entwicklungsstadium geht unmittelbar die gewöhnlich mit dem Namen Planula belegte Larvenform vieler niederer Thiere hervor, indem sich am einen Ende des Körpers eine Nahrungsöffnung bildet. Die so entstandene Grundform hat Häckel als Gastrula bezeichnet (Fig. 23). Die äussere Körperschichte derselben heisst das Ectoderm (d), die innere, welche die mit der Oeffnung a versehene Darmhöhle b umschliesst, das Entoderm (c). Wahrscheinlich bildet sich in diesem Stadium die Anlage zu den beiden Grundformen aus, nach denen sich der thierische Organismus entwickeln kann, zu dem radiären der Cölenteraten und Echinodermen und dem bilateral symmetrischen der übrigen Thiere. Zwischen Ectoderm und Entoderm tritt sodann noch eine intermediäre Zellenschichte auf, das Mesoderm. Die höheren Entwicklungsstufen des Thierreichs zeigen zwar in keinem Stadium der Entwicklung mehr die Gastrulaform. Aber die Spaltung in drei Zellenschichten bleibt auch bei ihnen erhalten: diese Schichten, aus denen sich alle Organe entwickeln, heissen die Keimblätter.

Aus dem äussern, dem Ectoderm entsprechenden Keimblatt bilden sich Körperbedeckung, Sinnesorgane und Nervensystem, vielleicht auch das Scelet und die Muskulatur; aus dem innern (dem Entoderm) entsteht der Darm mit seinen Drüsen und glatten Muskeln, aus dem mittleren das Gefässsystem. Uebrigens bestehen nicht nur über die Betheiligung der verschiedenen Keimblätter an der Entwicklung der einzelnen Gewebe, sondern auch darüber, ob in dieser Beziehung die drei Keimblätter in allen Classen des Thierreichs einander gleichwerthig sind, noch widersprechende Ansichten.

Die Protozoen und einzelligen Pflanzen, bei welchen eine Fortpflanzung durch Conjugation beobachtet wird, sind höchst wahrscheinlich hermaphroditische Elementarorganismen, indem sie in ihrem protoplasmatischen Leibesinhalt regelmässig zwei Kerngebilde führen, den Kern (nucleus) und den Nebenkern, der gewöhnlich nucleolus genannt wird, obgleich er ausserhalb des Kerns liegt. Von ihnen scheint der Kern die Rolle des weiblichen, der Nebenkern die Rolle des männlichen Zeugungselementes zu spielen. In der Verschmelzung beider mit einander besteht hier der Befruchtungsvorgang, der übrigens, wie in den meisten Fällen hermaphroditischer Bildung, in dem Austausch der differenten Keimstoffe zwischen verschiedenen Organismen besteht. Offenbar ist nun dieser Conjugationsprocess der Elementarorganismen das einfache Vorbild des Befruchtungsvorganges, wie er nach den Untersuchungen von Auerbach, Strasburger, v. Beneden, Bütschli, Osc. Hertwig und Fol in den Eiern der zusammengesetzten Organismen, namentlich der Thiere, stattfindet. Auch hier besteht der eigentliche Act der Befruchtung in der Verschmelzung geschlechtlich differenzirter Kerngebilde. Ueber manche mehr nebensächliche Punkte beim Befruchtungsvorgang besteht übrigens zwischen den genannten Beobachtern noch keine völlige Uebereinstimmung, so namentlich darüber, ob der Keimfleck mit dem Keimbläschen sich auflöst und also der Eikern ein neu entstandenes Gebilde (Strasburger, Bütschli), oder ob derselbe nur der persistirende Keimfleck ist (Hertwig), ob der Samenkern durch die Einwirkung des Samens auf den Dotter erst entsteht (v. Beneden, Bütschli) oder ob er der Kopf des Spermatozoon selbst ist (Hertwig). Auch scheinen immerhin zwischen den grossen Classen des Thierreichs namentlich in den die Befruchtung vorbereitenden Vorgängen einige Verschiedenheiten vorzukommen *)

Häckel hat die Gastrulaform als ein allen zusammengesetzten Thieren von den Kalkschwämmen bis herauf zu den Vertebraten gemeinsames Entwicklungsstadium angenommen, und im Zusammenhange damit die Gleichwerthigkeit der Keimblätter im ganzen Thierreich behauptet. Dieser Annahme sind namentlich Claus, Semper, Nitsche und theilweise auch Osc. Schmidt entgegengetreten, indem sie hervorhoben, theils dass bei den höheren Thieren ein Gastrulastadium nicht nachzuweisen sei, theils dass gerade bei niederen Thieren, bei denen ein Gastrulastadium besteht, nicht immer aus den gleich gelagerten Keimblättern auch die gleichen Gewebe hervorgehen. Andererseits

---

*) Balbiani, les phénomèn sexuelles des infusoirs, 1861. Engelmann, morpholog. Jahrbuch Bd. 1. Auerbach, Strasburger, Bütschli, s. oben S. 134. v. Beneden, mém. de l'acad. Belgique 1861. Fol, Arch. de Génève, t. 53, 1877.

haben sich Kleinenberg und F. E. Schulze den Ansichten Häckel's angeschlossen. Die grösste Unsicherheit herrscht noch über die Herkunft des später entstehenden Mesoderms, das man bald aus dem Ectoderm, bald aus dem Entoderm, bald aus beiden zugleich herleitet oder durch eine Einwanderung aus dem Dotter entstehen lässt. Vergl. hierzu die spec. Physiologie der Entwicklung*).

Unter den Pflanzen zeigen die beblätterten Kryptogamen nach Beschaffenheit und Art der Begegnung ihrer Geschlechtsproducte die nächste Verwandtschaft mit den Entwicklungsformen der Thiere. In den Antheridien derselben entwickeln sich bewegliche Samenfäden, und auf dem durch Keimung einer Spore erzeugten Proembryo (dem ungeschlechtlich entstandenen weiblichen Geschlechtsindividuum im Generationswechsel) entsteht die Eizelle, aus deren Befruchtung durch Knospenbildung die neue Pflanze hervorgeht. Viel abweichender erscheint der Befruchtungsvorgang der phanerogamischen Gewächse. Der warzenförmige Auswuchs des Ovariums, das s. g. Eichen, stellt eine Art Ovarium dar, ein Gewebe, in welchem sich gegen die Zeit der Geschlechtsreife eine Zelle, der Embryosack, stärker entwickelt. Im Embryosack entstehen dann einige, gewöhnlich drei, Tochterzellen, die Keimbläschen, von denen nach der Befruchtung eines als Eizelle fungirt. Das männliche Zeugungsproduct ist das Pollenkorn, gleichfalls eine Zelle. Dies Pollenkorn lässt, wenn es auf die Narbe gelangt ist, einen langen Fortsatz in den Griffelkanal hinabwachsen, der mit dem Embryosack in Berührung tritt, zuweilen auch denselben durchbricht. Nun beginnt in der Eizelle, dem Keimbläschen, die Entwicklung. Dasselbe wächst, indem es gleichzeitig in eine grössere Zahl von Zellen sich theilt und dadurch in einen zelligen Körper, den Vorkeim (Proembryo), übergeht. Aus einer Zelle des Vorkeims erst entsteht dann durch Knospenbildung der eigentliche Embryo. Der Befruchtungsvorgang bei den phanerogamischen Gewächsen ist somit dadurch ausgezeichnet, dass er mit einem eigenthümlichen Wachsthum der männlichen Zeugungsproducte beginnt. Damit, dass es bloss der Fortsatz des Pollenkorns ist, der eigentlich befruchtet, tritt aber doch wieder eine gewisse Analogie mit den übrigen Befruchtungsprocessen ein, wo das Samenkörperchen oder der Samenfaden aus dem Inhalt einer männlichen Keimzelle entsteht. Als eine solche Keimzelle kann man auch das Pollenkorn betrachten, und es besteht dann der Unterschied seiner Entwicklung nur darin, dass es nicht endogen, sondern, dem allgemeinen Typus des Pflanzenwachsthums gemäss, durch Knospenzeugung das befruchtende Element bildet. Der Bewegung der Samenfäden aber entspricht die Protoplasmabewegung im Innern der Pollenröhre.

§. 38. Hypothesen über die Entstehung der Organismen und über die Ursachen ihrer Entwicklung.

1) Die Urzeugung (Abiogenesis). Unter Urzeugung versteht man eine directe Entstehung von Organismen aus Bestandtheilen der unbelebten Natur. Während alle bisher betrachteten Zeugungsformen organische Wesen

*) Häckel, Jenaische Zeitschrift Bd. 8. Claus, die Typenlehre und Häckels Gastrulatheorie, 1874. Semper, Verhandlungen der phys.-med. Ges. in Würzburg, 1873. Mendelejeff, Nitsche, Osc. Schmidt, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 24, 25.

gleicher Art voraussetzen, soll bei der Urzeugung das Einzelwesen unabhängig entstehen. Dass in einer früheren Periode der Geschichte unserer Erde Organismen durch Urzeugung sich gebildet haben, ist unzweifelhaft: bei dem ersten Entstehen lebender Wesen müssen unfehlbar diese aus unorganischen Stoffen hervorgegangen sein. Dagegen ist es sehr fraglich, ob noch jetzt Organismen auf dieselbe Weise erzeugt werden. Man ist zu dieser Annahme durch die Beobachtung veranlasst worden, dass niedere Organismen häufig sich bilden, ohne dass man die Keime derselben an dem Ort ihrer Entstehung beobachten konnte. Eine sorgfältigere Nachforschung hat jedoch dargethan, dass die Keime solcher einfacher Wesen weit leichter sich verbreiten und weit verbreiteter sind, als man früher vermuthet hatte, und in einzelnen Fällen liess sogar direct die Entwicklung der vermeintlich durch Urzeugung entstandenen Wesen aus Keimen sich nachweisen. Insbesondere erklärten die Erscheinungen des Generationswechsels zahlreiche Beobachtungen, die man früher auf Urzeugung bezogen hatte. Es ist daher das Stattfinden einer Urzeugung in der heutigen Schöpfung mindestens als äusserst zweifelhaft zu bezeichnen.

Die Annahme der Urzeugung, mit der man früher viel freigebiger war, ist in neuerer Zeit immer mehr, zuerst auf die Classen der Pilze, Algen, Infusorien und Eingeweidewürmer, dann auf die niedersten Pilze und die Infusorien, zuletzt auf die Bakterien (s. Fig. 9 S. 100) eingeschränkt worden. Bei den Eingeweidewürmern wurden durch die Entdeckung des Generationswechsels manche Erscheinungen erklärt, die man auf eine Urzeugung bezogen hatte: so namentlich das Vorkommen der verirrten Ammenindividuen der Bandwürmer (Cysticercus, Echinococcus). Bei den Pilzen, Algen, Infusorien konnte die scheinbare Urzeugung aus der Leichtigkeit erklärt werden, mit welcher die in reichlicher Menge vorkommenden Keime aller dieser Thiere theils durch das Wasser, theils durch die Luft sich verbreiten. Schon Ehrenberg wies nach, dass im Staub und im Regen Infusorienkeime vorkommen. Dabei haben die niederen Pflanzen und Thiere sowie ihre Keime eine ausserordentliche Lebenszähigkeit. Sie können vollkommen vertrocknen, und doch durch günstige Einflüsse wieder zum Leben erweckt werden. Namentlich aber besitzen alle diese Organismen eine enorme Fortpflanzungsfähigkeit. Ehrenberg berechnet, dass eine Vorticelle in vier Tagen 140 Billionen Nachkommen produciren kann. Da jedoch die blosse Beobachtung keine völlige Sicherheit gibt, so hat man gesucht, die Urzeugungsfrage auf experimentellem Wege zu prüfen. Schwann und Helmholtz wiesen nach, dass eine Infusion, die zur Ertödtung der etwa darin befindlichen Keime gekocht und dann mit zuvor geglühter Luft in Berührung gebracht wird, niemals Infusorien erzeugt, dagegen behaupteten später Pouchet, Charlton Bastian und Huizinga, das Kochen der Infusionen zerstöre nicht bloss die Keime der Organismen, sondern es vernichte auch durch chemische Veränderungen die Fähigkeit der Infusionen Organismen zu erzeugen. Pouchet setzte daher Heu oder andere organische Substanzen trocken einer höheren Temperatur aus und brachte sie dann mit zuvor gekochtem Wasser in Berührung: es traten so stets Infusorien in grosser Menge auf. In neuester Zeit suchten dann Charlton Bastian und Huizinga zu zeigen, dass, selbst wenn man Gemische kurze

Zeit Temperaturen aussetze, bei denen Bakterien zerstört werden, dennoch nach einiger Zeit solche wieder in grosser Menge in denselben auftreten. Dies wurde anderseits von Putzeys, Gscheidlen, W. Roberts u. A. bestritten, welche behaupten, in jenen Versuchen, in denen man die Entstehung von Bakterien beobachtete, sei theils das Gemisch nicht lange genug gekocht, um alle Bakterieen zu zerstören, theils sei nicht sorgfältig genug das Eindringen derselben von aussen verhütet worden. Nach Pasteur muss eine Flüssigkeit, um in ihr mit Sicherheit alle Bakterien zu zerstören, mindestens während 20 Minuten auf 110° oder während 5 Min. auf 130° erhitzt werden.

Die ausserordentliche Verbreitung organischer Keime in der Atmosphäre lässt sich durch einen einfachen Versuch nachweisen. Man stellt zwei frisch gekochte Infusionen neben einander, die man beide mit einem durchbohrten Korke verschliesst, in deren einem sich eine gerade, in deren anderem sich eine mehrmals gebogene Glasröhre befindet. In diesem zweiten Glas entwickeln sich die Infusorien nicht oder erst viel später. Am schlagendsten wurde endlich die Verbreitung der Keime durch Pasteur dargethan, der die in der Luft verschiedener Orte suspendirten körperlichen Theilchen sammelte, indem er die Röhre eines Aspirators mit Schiessbaumwolle verstopfte. Die Schiessbaumwolle löste er dann in Aether und Alkohol und mischte davon sorgfältig gekochten Infusionen bei. Auf diese Weise wurde die Luft des Hofes und der Keller der Pariser Sternwarte, die Luft am Montanvert im Jura bis zu 2000 Meter Höhe untersucht. Ueberall konnten organische Keime nachgewiesen werden, deren Menge aber in den Kellern weit geringer war als im Hofe und mit der Höhe beträchtlich abnahm. Ebenso enthält nach Pasteur das fliessende Wasser Bakterienkeime; in geringer Menge sind sie sogar noch im destillirten Wasser enthalten, nur das aus der Tiefe hervorkommende Quellwasser ist davon frei *).

Wenn es nun auch diese Versuche sehr wahrscheinlich machen, dass unter den Bedingungen, welche man für die Entstehung niederer Wesen besonders günstig hielt, d. h. in leicht zersetzbaren organischen Substanzen, eine Urzeugung nicht stattfindet, so ist doch in Bezug auf den Beginn des organischen Lebens auf der Erde natürlich diese Entscheidung ganz bedeutungslos, da hier eine Entstehung von Organismen aus zersetzten Bestandtheilen anderer lebender Wesen doch nicht angenommen werden kann. Ja die Frage hat ihre Berechtigung, ob nicht noch gegenwärtig niedere organische Formen aus unorganischen Stoffen unter allerdings bis jetzt unbekannten Bedingungen hervorgehen können. In der That ist Häckel geneigt, für seine Moneren eine solche fortdauernde Urzeugung anzunehmen. Dies scheint jedoch, in Anbetracht der Bedingungen, welche bei der Synthese organischer Verbindungen aus unorganischen vorhanden sein müssen, nicht wahrscheinlich. Bei allen derartigen Synthesen, z. B. bei der Bildung der Ameisensäure, der Cyanverbindungen, des Acetylens u. s. w., ist hohe Temperatur, meist unter Gegenwart reducirter Metalle, erforderlich. In der Natur dürften demnach die Bedingungen für die Entstehung organischer

*) Pouchet, nouv. expériences sur la génération spont. 1864. Charlton Bastian, evolution and the origin of life. 1874. Pasteur, ann. chim. et phys. t. 64, 1862, comptes rend. t. 84 (1877). Huizinga, Putzeys, Gscheidlen in Pflüger's Archiv Bd. 8—11. W. Roberts, philos. transactions. vol. 164.

Verbindungen, ähnlich wie die Bedingungen für die Bildung gewisser Gesteinsarten, z. B. Flussspat, Feldspat, Quarz u. s. w., nur unter Verhältnissen vorhanden sein, die von den heute auf unserer Erde gegebenen wesentlich abweichen, und man wird es daher, wie schon in den früheren Auflagen dieses Lehrbuchs bemerkt wurde, und wie neuerdings auch Pflüger hervorgehoben hat, als wahrscheinlich ansehen müssen, dass erst aus einfacheren Kohlenstoffverbindungen jene zusammengesetzteren, an welche wir die Lebenseigenschaften gebunden sehen, hervorgingen. Die von William Thomson ausgesprochene Ansicht, dass das organische Leben überhaupt niemals auf der Erde entstanden, sondern ihr in den einfachsten Lebensformen durch Meteorsteine von andern Weltkörpern her zugeführt worden sei, wird man eine befriedigende Hypothese nicht nennen können *).

2) Die Entstehung der Arten. Die nicht zu umgehende Voraussetzung, dass irgend einmal auf unserer Erde lebende Wesen durch Urzeugung entstanden sind, hat offenbar dann am wenigsten Schwierigkeiten, wenn wir annehmen, dass jene Wesen Organismen der einfachsten Art gewesen seien, aus denen erst durch eine allmälige und langdauernde Metamorphose die complicirteren Organismen hervorgingen. Diese Annahme, die ohne wissenschaftlichen Werth war, so lange ihr die Beweisgründe fehlten, ist durch Darwin zu einer durch zahlreiche Beobachtungen gestützten Hypothese erhoben worden. Die Transformations- oder Descendenztheorie nimmt an, dass bei der Fortpflanzung der Organismen von einer Generation zur andern Veränderungen in den Eigenthümlichkeiten der Nachkommen eintreten, die zuerst als Merkmale der Varietät, dann der Rasse und endlich der Art gelten. Aus einer Stammart sollen auf diese Weise mehrere Arten mit divergirenden Merkmalen hervorgehen können. Die Ursache, welche dieses Auseinandertreten in mehrere Arten ursprünglich erzeugt, ist die nachweisbare Eigenschaft der Organismen durch den Einfluss äusserer Lebensbedingungen zu variiren, d. h. individuelle Eigenthümlichkeiten anzunehmen, welche ihre Erzeuger nicht besassen. Diese Eigenthümlichkeiten aber können ständig, zu Charakteren der Rasse und Art werden, indem immer diejenigen Individuen, die durch ihre Eigenschaften der Aussenwelt und andern Geschöpfen gegenüber die günstigsten Bedingungen der Fortexistenz in sich tragen, auch die meiste Aussicht haben, diese Eigenschaften fortzupflanzen und durch Paarung mit Individuen gleicher Beschaffenheit zu erhöhen. Die äussere Natur übt also nach dieser Hypothese eine ähnliche Wirkung auf die Organismen, wie dieselbe der Mensch bei der Züchtung absichtlich ausübt. Wie bei der Züchtung durch Paarung von Individuen mit gleichen Merkmalen diese Merkmale allmälig angehäuft und, indem die Züchtung nach verschiedenen

*) Häckel, natürliche Schöpfungsgeschichte, 8. Vortrag. Thomson, Rede vor der britischen Naturforscherversammlung zu Edinburg, 1871. Pflüger, in seinem Archiv Bd. 10. Vgl. a. die dritte Aufl. dieses Lehrbuchs S. 169.

Richtungen hin verfolgt wird, mehrere Varietäten und Rassen einer Art erzeugt werden, so sollen durch die ähnliche Wirkung, welche die Bedingungen der Existenz und der Wettkampf der verschiedenen Organismen mit einander haben, aus einer Stammart im Lauf einer längeren Zeit mehrere Arten entstehen, indem allmälig die Zwischenformen erlöschen. Wegen dieser Analogie mit der künstlichen Züchtung ist jener in der Natur geschehende Process der Artenzeugung als natürliche Züchtung bezeichnet worden.

Die Möglichkeit eines Organismus sich zu erhalten ist nothwendig um so grösser, je leichter es ihm wird, seine Lebensbedürfnisse zu befriedigen, und je mehr er hierin den gleichfalls nach ihrer Erhaltung strebenden andern Geschöpfen gewachsen ist. Desshalb ist es vorzugsweise der Kampf der organischen Wesen um ihr Dasein, welcher die natürliche Züchtung erzeugt. Dieser Kampf muss im Allgemeinen zur Vervollkommnung der Arten führen, denn die vollkommneren Arten werden den unvollkommneren gegenüber immer im Vortheil sein; er muss aber auch zu immer grösserer Divergenz der Arten führen, denn die sich nahe stehenden Geschöpfe, deren Lebensbedingungen identisch sind, werden weit intensiver mit einander um ihr Dasein kämpfen, als sich ferner stehende Geschöpfe, deren Lebensbedingungen sehr verschieden, ja zuweilen entgegengesetzt sind, so dass die einen auf die Existenz der andern angewiesen bleiben, wie dies Verhältniss in grossem Maassstab zwischen Pflanzen und Thieren stattfindet. Führt man consequent die Hypothese der natürlichen Züchtung durch, so wird man schliesslich bei Organismen einfachster und desshalb auch wahrscheinlich höchst übereinstimmender Art stehen bleiben, die durch Urzeugung entstanden, und aus denen im Laufe einer unermesslichen Zeit die zahlreichen Pflanzen- und Thierarten, welche jetzt die Erde bevölkern, durch allmälige und fortschreitende Veränderungen hervorgegangen sind.

Die wichtigsten Thatsachen, welche als Beweisgründe dafür angeführt werden können, dass in der That in der organischen Natur ein Process stattfindet, welcher jenem Process der künstlichen Züchtung, nur in viel vergrössertem Maassstabe, entspricht, sind folgende:

1) Viele Arten besitzen Merkmale, die sichtlich ihren äusseren Existenzbedingungen angepasst sind. Blätter fressende Insekten sind insgemein grün, Rinden fressende grau gefärbt, Schneevögel sind weiss, das Birkhuhn besitzt die Farbe der Moorerde u. s. w. Offenbar sind dies Färbungen, bei welchen die Thiere der Beobachtung der Feinde, denen sie zur Beute dienen, am leichtesten entgehen. Wahrscheinlich waren die Stammarten von jeder beliebigen Färbung, aber die Individuen von der bestimmten Farbe kamen wegen ihrer günstigeren Existenzbedingungen zum Uebergewicht.

2) Pflanzen von weit ausgedehnten Verbreitungsbezirken bieten auch ungewöhnlich viele Varietäten dar. Die Thatsache erklärt sich nach der Descendenztheorie daraus, dass mit der Verschiedenheit der Arten die Existenzbedingungen wechseln. Es hängt hiermit

zusammen, dass, wie Moritz Wagner hervorgehoben hat, die Wanderung und nachherige Isolirung einer Species in bestimmten Ländergebieten offenbar die Spaltung der Arten und die Fixirung der divergirenden Merkmale bei den durch die Spaltung entstandenen Varietäten begünstigt. Wagner vermuthet, dass so die räumliche Sonderung als die Hauptursache der Artenbildung zu betrachten sei, und er bezeichnet daher diese Thatsache als das »Migrationsgesetz« oder auch als das »Separationsgesetz der Organismen«. Wenn übrigens Wagner ausschliesslich in der Isolirung die Bedingung der Artenbildung sehen möchte, so ist dies ohne Zweifel zu weit gegangen*).

3) Wesen, welche tiefer auf der Stufenleiter der Natur stehen, sind veränderlicher als die höheren. Dieses Gesetz spricht sich in der Erfahrung aus, dass die niederen Gattungen und Familien des Pflanzen- und Thierreichs eine grössere Anzahl von Arten enthalten als die höheren. Offenbar lässt sich dies aus der Descendenztheorie leicht erklären, da nach ihr die niederen Organismen solche sind, die noch auf einer früheren Stufe des ganzen Verlaufs der Metamorphose stehen.

4) Artencharaktere sind veränderlicher als Gattungscharaktere. Auch dieses Gesetz folgt aus den Ergebnissen der botanischen und zoologischen Systematik. Es erklärt sich, wenn man bedenkt, dass die Arten später sich gebildet haben als die Gattungen, dass also die Gattungscharaktere eine viel längere Zeit hatten sich zu fixiren.

5) Theile, die in einigen Arten einer Gattung veränderlich sind, sind auch in andern Arten derselben Gattung veränderlich. Diese Thatsache, die besonders im Thierreich nachzuweisen ist und schon aus den Eintheilungsgründen des zoologischen Systems in die Augen springt, weist darauf hin, dass eben durch die Abänderung dieser veränderlichen Theile die Verschiedenheit der Arten entstanden ist.

6) Die Varietät einer Art nimmt oft einige von den Charakteren einer verwandten Art an oder kehrt zu einigen von den Merkmalen der Stammesart zurück. Esel und Pferd zeigen manchmal deutliche Querstreifen wie das Zebra, ohne dass bei ihren nächsten Voreltern die gleiche Zeichnung sich nachweisen lässt. Hier bietet die Hypothese die Annahme dar, dass Esel, Pferd und Zebra von einem gemeinsamen Stammvater kommen, der jene Querstreifen besass. Ein Beispiel, an dem sich das Aehnliche innerhalb der Grenzen einer Art unmittelbar erweisen lässt, bieten die Taubenrassen. In sämmtlichen Taubenrassen kommt es vor, dass Individuen die Zeichnung der wilden Felstaube, der Stammmutter aller Taubenrassen, zeigen. Alle diese Erscheinungen erklären sich aus dem durch die Beobachtung nachgewiesenen Gesetz, dass die Nachkommen, oft mit Ueberspringung vieler Generationen, eine Neigung haben die Merkmale ihrer Stammeltern anzunehmen, sobald man nach unserer Hypothese annimmt, dass die verwandten Arten gemeinsame Stammeltern besessen haben. Hierher können endlich auch jene Fälle gerechnet werden, in denen es gelingt, durch willkürliche Abänderung der Lebensbedingungen Individuen einer Species künstlich auf einer

---

*) Wagner, die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen, 1868. Vgl. ausserdem mehrere Artikel desselben Verf. in der Zeitschrift »Ausland«, 1875.

früheren Entwicklungsstufe zurückzuhalten, auf der sie dann einer verwandten, aber niedriger stehenden Gattung gleichen. So kann man z. B. die Larven von Tritonen und, wie ich beobachtet habe, selbst von Fröschen einige Jahre lang im Larvenzustand erhalten, wenn man sie zwingt, im tiefen Wasser zu leben. Tritonen sollen in diesem Zustand, in welchem sie den tiefer stehenden Perennibranchiaten gleichen, sogar geschlechtsreif werden können. Umgekehrt verliert der mexikanische Axolotl, wenn man ihn zwingt ans Land zu kommen, seine Kiemen, um ausschliesslich durch Lungen zu athmen, während gleichzeitig noch andere Veränderungen an seinem Körper vor sich gehen. Weismann ist jedoch geneigt, auch diese Umwandlung nicht als eine Fortbildung sondern als einen Rückschlag aufzufassen, indem er annimmt, dass der Axolotl in den Seen seiner Heimath selbst eine Rückschlagsform, nämlich aus einem früher bereits bestandenen Amblystoma in die Perennibranchiatenform durch Veränderung der Lebensbedingungen zurückgesunken sei. Es würde dann die künstliche Weiterbildung zum Amblystoma nur ein abermaliger Rückschlag der unentwickelteren zur entwickelteren Form sein *).

7) In den Schichten unserer Erdrinde folgen die Thierorganismen in einer Entwicklungsreihe auf einander, welche im Allgemeinen jener Entwicklung entspricht, die jeder einzelne Organismus noch jetzt während seines Embryonallebens durchläuft. Den Ausgangspunkt dieses Gesetzes bildet das Factum, dass alle Organismen aus Keimen von wesentlich gleicher Art hervorgehen. Verfolgen wir nun die weitere Entwicklung, so trennt sich diese allmälig, indem zuerst, schon bei der ersten Differenzirung des Keims, die vegetabilischen Organismen sich abzweigen. Sodann folgt die weitere Spaltung der Stämme des Thierreichs. Je näher sich die Classen und Arten verwandt sind, um so länger verläuft die Entwicklung gleichartig. Eine Zeit lang sind die Embryonen sämmtlicher Wirbelthierclassen einander ähnlich, vollends verhältnissmässig spät erst trennen sich die Embryonen der Säugethierarten. Zuerst entspricht hierbei der entwickeltere Zustand eines tiefer stehenden Organismus dem unentwickelteren eines höheren. So kommt es, dass z. B. der Säugethierembryo Entwicklungsphasen durchläuft, welche successiv der ausgebildeten Form von Fisch, Amphibium und Vogel ähnlich sind. Nun folgen sich aber in derselben Reihenfolge die Wirbelthierarten in den Schichten unserer Erdrinde. Zuerst treten die Fische auf, dann die Amphibien, zuletzt die Säugethiere, und in jeder dieser Classen gehen wieder die unvollkommneren Arten den vollkommneren voran. Auf die hier zu Tage tretende Analogie der embryologischen und paläontologischen Entwicklung oder, wie es Häckel kürzer bezeichnet hat, der Ontogenese und der Phylogenese hat hauptsächlich Agassiz, der Gegner Darwin's, hingewiesen und auf sie die Lehre gegründet, die organische Natur sei durch eine Reihe einzelner, vom Unvollkommenen zum Vollkommenen aufsteigender Schöpfungsacte gebildet worden, deren jeder zugleich einer Entwicklungsstufe des vollkommensten Organismus, des Menschen, entspreche. Aber mit Recht hat neuerdings Häckel ausgeführt, wie hierin gerade eine umfassende Bestätigung der Darwin'schen Theorie liegt, da jene Analogie uns darauf hinweist, dass die organischen Formen wahrscheinlich

*) Weismann, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25. S. vgl.

aus einander entstanden sind, ähnlich wie die embryonalen Entwicklungsstufen aus einander hervorgehen. Dieser Bestätigung durch die Thatsachen der Geologie im Grossen und Ganzen gegenüber verliert offenbar der Einwand an Gewicht, dass Zwischenformen zwischen den einzelnen Typen des Pflanzen- und Thierreichs, wie sie doch bestanden haben müssen, bis jetzt nicht aufgefunden worden sind. Ueberdies hat schon Darwin bemerkt, dass solche Zwischenformen wegen der Divergenz der Charaktere nur eine verhältnissmässig geringe Dauer haben konnten. Der hier besprochene entwicklungsgeschichtliche Beweis ist augenscheinlich der schwerwiegendste unter allen. Die wunderbaren Phänomene der Entwicklungsgeschichte werden nur durch die Descendenztheorie einigermassen begreiflich gemacht

Die Hypothese der Entstehung der vollkommeneren Arten des Pflanzen- und Thierreichs aus einfacheren wurde schon früher von einzelnen Naturforschern (Lamarck, Geoffroy St.-Hilaire) der herrschenden Theorie von der Entstehung durch eine Menge einzelner Schöpfungsacte und von der Constanz der Arten entgegengestellt. Auf eine wissenschaftliche Begründung dieser Hypothese ist Darwin durch die Beobachtung der künstlichen Züchtung geführt worden, bei welcher eine grosse Menge von Spielarten und Rassen sich bilden kann. Stets ist das Princip der Züchtung die Häufung individueller Eigenthümlichkeiten durch Paarung von Individuen mit gleichen Eigenthümlichkeiten gewesen. Fast unbewusst hat dieses Princip der Mensch seit undenklicher Zeit bei seinen Hausthieren befolgt, woraus sich die zahlreichen Spielarten und Rassen der letzteren erklären. Als ein besonderer Fall natürlicher Züchtung lässt im Thierreich besonders die sexuelle Züchtung sich nachweisen. Ueberall streiten die männlichen Thiere um den Besitz der Weibchen, und im Allgemeinen werden die kräftigsten Thiere, diejenigen, die ihre Stelle in der Natur am besten ausfüllen, am meisten Aussicht haben Nachkommenschaft zu erhalten. Die Vervollkommnung ist also das nothwendige Resultat dieser Züchtung*).

Die der Annahme einer Veränderlichkeit der Arten entgegengesetzte Hypothese von der Constanz der Arten stützt sich theils auf das anscheinend plötzliche Auftreten neuer Arten in den Schichten der Erdrinde, wobei, wie oben schon bemerkt, Zwischenformen vermisst werden, theils aber darauf, dass aus der geschlechtlichen Vermischung von Individuen verschiedener Arten entweder keine Nachkommen erzielt werden oder Nachkommen, die selbst unfruchtbar sind. In der That ist man auch darüber einig, dass die Bastardzeugung nur wenig zur Vermehrung der Artenformen beigetragen haben kann. Aber es versteht sich von selber, dass das Merkmal der fruchtbaren Fortpflanzung, das übrigens für die Arten, die unsere Systeme unterscheiden, nicht einmal ein con-

---

*) Lamarck, zoologische Philosophie, deutsch von A. Lang. 1876 (zuerst erschienen 1809). Darwin, die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzenreich, übers. von Bronn, 1860 (6. Aufl. 1876), das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication, übers. von Carus, 1868, die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl, übers. von Carus, 1871. Wallace, Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl, 1870, die geographische Verbreitung der Thiere, übers. von A. B. Meyer, 1876. Häckel, generelle Morphologie der Organismen, 1866, Anthropogenie, 1874. Weismann, Studien zur Descendenztheorie, II. 1876.

stantes ist, über die Unveränderlichkeit der Arten nichts entscheiden kann, da sich, sobald man einmal das Princip der Variation zugibt, in einer sehr langen Zeit sehr wohl in den Sprossen einer einzigen Stammart Verschiedenheiten der Organisation ausbilden können, die eine fruchtbare Kreuzung unmöglich machen.

3) Die Ursachen der Entwicklung. Der Parallelismus, der zwischen der ontogenetischen und der phylogenetischen Entwicklung der Organismen besteht, macht es wahrscheinlich, dass alle organischen Formen aus einfachsten Elementarorganismen entsprungen sind, ähnlich wie noch jetzt jede ontogenetische Entwicklung von einer einfachen Zelle ausgeht. Die letzten Ursachen dieser Entwicklung sind uns aber noch unbekannt. Jener Parallelismus beider Entwicklungsreihen legt ferner die Vermuthung nahe, dass alle Organismen bei ihrer individuellen Entwicklung im Allgemeinen die Entwicklungsgeschichte der Species, der sie angehören, wiederholen, dass also die ontogenetische Entwicklung eine abgekürzte Wiederholung der phylogenetischen Entwicklung ist. Dies vorausgesetzt, kann man auf die beiden Erscheinungen der Vererbung und der Anpassung an die Lebensbedingungen das allgemeine Entwicklungsgesetz in seiner doppelten, der phylogenetischen und der ontogenetischen Form zurückführen. Vermöge der Vererbung wiederholt jedes Individuum während seiner Entwicklung die Lebensgeschichte der Art; die Vererbung erklärt ferner die grössere Aehnlichkeit der Nachkommen mit ihren unmittelbaren Erzeugern sowie den zuweilen vorkommenden Rückschlag von Individuen auf ältere Generationen der nämlichen oder selbst einer andern Species (s. oben S. 180). Ein solcher Rückschlag (Atavismus) wird im Allgemeinen aus einer Interferenz der Erblichkeitswirkungen abzuleiten sein, welche bei einem Gegensatz der unmittelbaren Erzeuger eine grössere Aehnlichkeit mit früheren Ascendenten hervortreten lässt, daher bei der Kreuzung verschiedener Spielarten oder Rassen vorzugsweise leicht der Rückschlag beobachtet wird. Vermöge der Anpassung an die besonderen Lebensbedingungen entstehen zunächst die individuellen Abweichungen der Einzelwesen, sodann aber, wenn die Wirkungen gleichmässig eine bestimmte Richtung einhalten, jene tiefer greifenden Veränderungen, welche, indem sie erblich werden, zur Abspaltung neuer organischer Arten Veranlassung geben. Wenn nun aber auch durch diese Zurückführung auf die Erscheinungen der Vererbung und Anpassung das Problem der Entwicklung ohne Zweifel vereinfacht ist, so ist es damit doch noch entfernt nicht gelöst, da uns nicht nur die Ursachen der Vererbung noch völlig dunkel sind, sondern da auch eine Wirkung der Lebensbedingungen in dem Umfange, wie sie hier vorausgesetzt wird, hypothetisch ist.

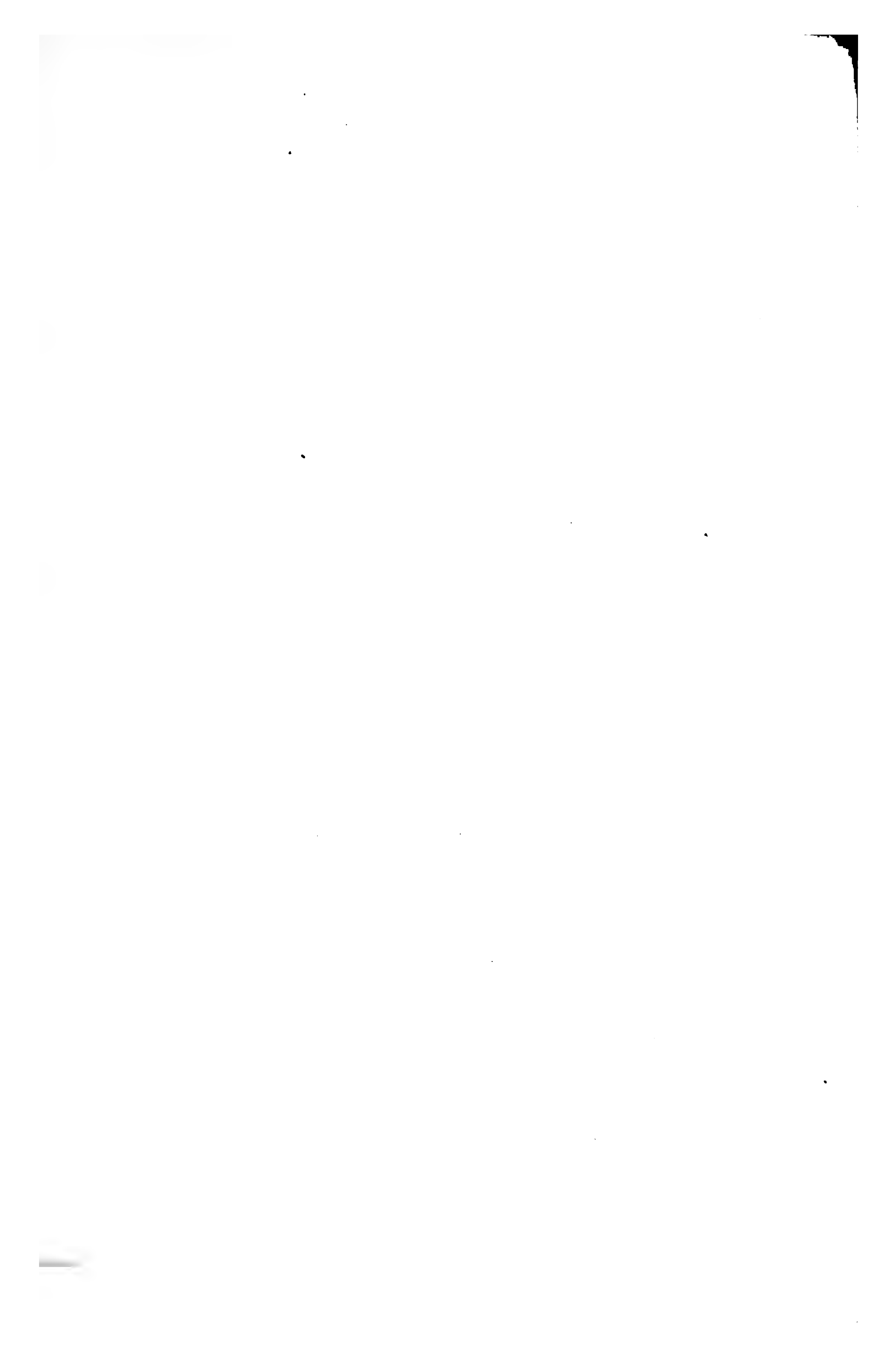
Eines so allgemeinen Anklangs sich gegenwärtig auch die Annahme erfreut, dass alle Organismen sich aus einfachsten Lebensformen entwickelt haben, so weit divergiren noch die Ansichten über die Ursachen dieser Entwicklung, ja im Grunde stehen sich gegenwärtig noch die nämlichen Hypothesen gegenüber, in denen sich seit Jahrhunderten die verschiedenen Anschauungen ausprägten.

Wir können füglich drei solche Entwicklungshypothesen unterscheiden. Die erste, die der Evolution, nimmt an, dass der kindliche Organismus schon im mütterlichen vorgebildet ist. In ihrer ursprünglichen Gestalt behauptet sie, alle Entwicklung sei nur ein Auswachsen präformirter Theile, alle Organismen existirten als eingeschachtelte Keime seit Beginn der Schöpfung. In diesem Sinne hat sich die Evolutionshypothese namentlich im 17. Jahrh., unter dem Einfluss der Entdeckung der Samenelemente durch Leuwenhoeck, verbreitet, und sie hat in Leibniz einen eifrigen Vertheidiger gefunden. Im weiteren Sinne wird man aber alle diejenigen Ansichten der Evolutionshypothese zurechnen können, welche auf einen ursprünglichen Entwicklungsplan oder auf eine phylogenetische Lebenskraft den Formenwechsel zurückführen, Ansichten, welche in mehr oder minder modificirter Gestalt in neuerer Zeit namentlich von Nägeli, Kölliker, v. Baer und Wigand vertreten werden. Die zweite Hypothese, die der Pangenese, setzt voraus, dass jeder elterliche Körpertheil an die Sexualproducte kleinste Theile abgebe, aus denen nun der kindliche Organismus sich aufbaue. Diese schon bei Demokrit und Hippokrates sich findende Ansicht hat in neuerer Zeit namentlich Darwin auszubilden gesucht. Die dritte Hypothese, die der Epigenese, welche hauptsächlich im vorigen Jahrhundert durch Casp. Fr. Wolf in seiner „theoria generationis“ vertreten wurde, nimmt endlich an, dass der künftige Organismus nicht in dem Keime schon präfomirt sei, sondern durch äussere Einwirkungen auf denselben zur Entwicklung gebracht werde. Von dieser Hypothese ausgehend hat neuerdings His den Versuch gemacht eine mechanische Erklärung der Entwicklungserscheinungen zu liefern, indem er die ganze Entwicklung als eine übertragene Bewegung, jede einzelne Formgestaltung aber als das Product der in dem gegebenen Moment wirksamen mechanischen Kräfte auffasst. Häckel hat die Erklärungen, in denen His einzelne Formentwicklungen aus den in Folge der ungleichen Wachsthumsenergie auftretenden Spannungen und Faltungen zu deduciren sucht, bekämpft und auf das Vererbungsgesetz als die eigentliche und einzige Ursache der Entwicklung hingewiesen. Neuerdings hat jedoch dieser Forscher ebenfalls als den letzten Grund der Entwicklung eine übertragene Bewegung aufgestellt, welche sich rhythmisch wiederhole und so die Erscheinungen der Vererbung erst hervorbringe *).

---

*) Casp. Fr. Wolff, theoria generationis, 1764. Darwin, das Variiren der Thiere und Pflanzen, Cap. 27. Nägeli, Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, 1865. Kölliker, Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Permatulidenstammes, 1872. Wigand, die Genealogie der Urzellen, 1872. Von Baer, Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften, II. 1876. His, unsere Körperform, 1875. Häckel, Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte, 1875, und: die Perigenesis der Plastidule, 1876.

Specielle Physiologie.



Erster Abschnitt.

Physiologie der Ernährung.

Die Ernährung beginnt mit einer Reihe von Processen, durch welche die zum Aufbau der Körperbestandtheile und zur Bestreitung der Kraftausgaben tauglichen Verbindungen von aussen aufgenommen und in eine Form übergeführt werden, in welcher sie leicht in die Säftemasse des Körpers eingehen können. Daran schliesst sich der Uebergang jener Verbindungen in das Blut und ihre Umbildung zu Blutbestandtheilen. Hierauf folgt die Bewegung des Blutes durch die Gewebe, wobei das Blut Stoffe abgibt und aufnimmt und in Folge dessen manchfache chemische Veränderungen erleidet, als deren wichtigste die Veränderung durch den Athmungsprocess hervorzuheben ist. Die Athmung bildet den Uebergang von dem aufbauenden zu dem zerstörenden Theil der Ernährungsvorgänge. Mit dem letzteren, mit der Ausscheidung der zersetzten Körperbestandtheile, endet die eigentliche Ernährung. Als ein Product derselben bleibt uns zum Schlusse noch die Wärmebildung im Thierkörper zu betrachten übrig.

Die Physiologie der Ernährung hat daher in naturgemässer Reihenfolge zu behandeln:

1) die Verdauung,
2) die Aufsaugung und Blutbildung,
3) das Blut, die Blutbewegung und Gewebebildung,
4) die Athmung,
5) die Ausscheidungen,
6) die Wärmebildung.

I. Die Verdauung.

Die Verdauung besteht in der Aufnahme der zum Unterhalt der Lebensprocesse und zum Ersatz der Gewebe erforderlichen Nahrung in den Verdauungscanal und in ihrer innerhalb des letzteren durch mechanische und chemische Mittel geschehenden Umwandlung in eine Form, welche sie zur Ueberführung in die Ernährungssäfte geeignet macht.

Die Physiologie der Verdauung handelt daher:

1) von der Nahrung,
2) von der mechanischen Verarbeitung der Nahrung oder vom Mechanismus der Verdauung, und
3) von den chemischen Veränderungen, welche die Nahrung bei der Verdauung erfährt, oder vom Chemismus der Verdauung.

1. Die Nahrung.

§. 39. Nahrungsstoffe und Nahrungsmittel.

Unter Nahrungsstoffen versteht man chemische Verbindungen, die zur Unterhaltung des Ernährungsprocesses geeignet sind. Man unterscheidet davon die Nahrungsmittel als diejenigen meist aus einer grösseren Zahl von Nahrungsstoffen zusammengesetzten und oft mit nicht ernährungsfähigen Stoffen gemischten Substanzen, die von den Organismen zur Unterhaltung ihrer Ernährung unmittelbar benützt werden.

Als Nahrungsstoffe der Thiere haben wir in der allgemeinen Physiologie (§. 29) dieselben drei Gruppen organischer Körper kennen gelernt, aus welchen die Gewebe in ihrem frühesten Bildungszustande bestehen, Eiweisskörper (nebst einigen ihrer histogenetischen Derivate), Fette und Kohlehydrate, wozu sich als weitere unerlässliche Bestandtheile gewisse Salze gesellen.

In den meisten Nahrungsmitteln des Menschen sind diese Stoffe in verschiedenen Mengeverhältnissen enthalten, doch überwiegen im Allgemeinen unter den organischen Nahrungsbestandtheilen die stickstofffreien Körper (Kohlehydrate und Fette). Nur das Fleisch bildet eine Ausnahme durch seinen Mehrgehalt an Albuminaten. Unter den übrigen Nahrungsmitteln enthalten Eier und Hülsenfrüchte relativ am meisten Eiweisskörper, während diese in den amylumreichen vegetabilischen Nahrungsmitteln mehr oder weniger zurücktreten. Unter den animalischen Nahrungsmitteln ist es die Milch, unter den vegetabilischen sind es die Getreidearten, welche in dieser Beziehung eine mittlere Stellung einnehmen und daher hinsichtlich des Mengeverhältnisses der stickstofffreien und stickstoffhaltigen Bestandtheile

einander nahe stehen. Auch der Gehalt an Salzen ist in den einzelnen Nahrungsmitteln ein wechselnder. In den Fleischsorten überwiegen die Phosphate und die Kalisalze, in der Milch die Chloralkalien und der phosphorsaure Kalk. Die nämlichen Salze sind in geringerer, unzureichender Menge in den Getreidefrüchten, in dem Reis und der Kartoffel enthalten; reichlicher treten sie in den an ernährungsfähigen organischen Bestandtheilen armen grünen Gemüsesorten auf, welche hauptsächlich durch ihren Salzgehalt ihren Werth als Zuthaten der Nahrung erhalten.

So weit der Bedarf an Salzen nicht durch die festen Nahrungsmittel gedeckt wird, kann er in den Getränken zugeführt werden. Das Trinkwasser hat nicht bloss durch die Zufuhr der erforderlichen Wassermenge, sondern auch durch seinen Gehalt an Kalk- und Chlorverbindungen sowie an schwefelsauren Salzen eine Bedeutung als Nahrungsmittel. Indem das Quellwasser diese Salze in grösserer Menge enthält, ist es vorzugsweise zum Getränk geeignet, während das Wasser der Flüsse sich durch die Zufuhr, die ihm der Regen liefert, mehr dem destillirten Wasser nähert. Ausserdem verliert das Quellwasser bei seiner Filtration durch sandigen Boden die unlöslichen erdigen Bestandtheile, die meistens das Flusswasser verunreinigen.

Der Mensch geniesst die Nahrungsmittel in der Regel nicht in der rohen Form, in welcher sich dieselben in der Natur finden, sondern er bereitet sich aus ihnen mehr oder weniger zusammengesetzte Speisen, welche den doppelten Zweck erfüllen, die Nahrung in eine leichter verdauliche Form zu bringen und sie in einer Mischung darzubieten, in welcher sie die einzelnen wesentlichen Nahrungsstoffe in dem erforderlichen Mengeverhältnisse enthält. In beiden Beziehungen bietet die Kochkunst, abgesehen von einzelnen Verirrungen, das bewundernswürdige Beispiel eines Instinctes, der unter der alleinigen Führung des Geschmackssinns und der Hunger- und Durstempfindung praktisch die Resultate der heutigen Wissenschaft längst anticipirt hat. Das Fleisch führen wir in eine verdauungsfähigere Form über, indem wir durch eine erhöhte etwas unter dem Gerinnungspunkt der meisten Albuminate (bei 60—70° C.) liegende Temperatur das Fett verflüssigen, das zartere Bindegewebe lösen und die Fleischfaser selbst unter mithelfender Einwirkung der freien Säure des Muskels mürbe machen; wir fügen endlich Kochsalz als denjenigen Bestandtheil hinzu, welchen die Fleischasche in zu geringer Menge enthält. Den dem gekochten Fleisch entzogenen Theil seiner Nahrungsbestandtheile, namentlich den grössten Theil der Salze und der Fleischmilchsäure nebst etwas Leim, Fett und Albuminaten, geniessen wir in der Fleischbrühe. Bei den vegetabilischen Nahrungsmitteln sucht die Zubereitung hauptsächlich die Celluloseumhüllungen zu erweichen oder zu entfernen. Bei den meisten Vegetabilien wird dies gleichfalls durch erhöhte Temperatur erreicht. Einem zusammengesetzteren Process werden die Cerealien unterworfen. Nachdem durch das Mahlen des Getreides die Stärke und ein Theil des Klebers, dessen grösserer Theil jedoch bei der Kleie zurückbleibt, im rohen Zustand gewonnen sind,

wird aus dem Mehl durch Feuchtigkeit, Wärme und Ferment das Brod bereitet. In diesem ist die Stärke aufgequollen, ein Theil der Stärke ist in Zucker und ein Theil des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure übergegangen.

Für die Hauptrepräsentanten der von dem Menschen benützten Nahrungsmittel lassen wir einige Analysen hier folgen.

In 100 Theilen:	Eidotter (nach Gobley)		Milch: Frauenmilch	Kuhmilch	Ziegenmilch	Eselsmilch
Wasser	51,48	Wasser	88,96	85,70	86,35	91,02
Feste Stoffe	48,51	Feste Stoffe	11,09	14,29	13,64	8,97
Albuminate (Vitellin)	15,76	Albuminate (Caseïn)	3,92	5,39	5,65	2,02
Fette (Palmitin u. Oleïn)	21,30	Fette	2,66	4,30	4,35	1,25
Phosphorhaltige Fette	8,42	Milchzucker	4,36	4,03	4,00	5,70
Salze	1,32	Salze	0,14	0,54	0,62	

Man sieht aus dieser Tabelle, dass z. B. die Kuhmilch viel caseïn- und fettreicher, dagegen ärmer an Milchzucker ist als die Frauenmilch. Will man also die erstere in ihrer Zusammensetzung der letzteren nahe bringen, so muss man sie verdünnen uud dann etwas Zucker zusetzen.

Animalische Nahrungsmittel
(nach einer Zusammenstellung Moleschott's).

In 1000 Theilen:	Fleisch von Säugethieren	Vögeln	Fischen	Leber der Wirbelthiere	Hühnereier	Milch
Wasser	728,75	729,83	740,82	720,06	735,04	861,53
Albuminate	174,22	202,61	137,40	128,20	194,34	39,43
Collagen	31,59	14,00	43,88	37,33	—	—
Fett	37,15	19,46	45,97	35,04	116,37	49,89
Kohlehydrate	—	—	—	—	—	43,23
Extractivstoffe	16,90	21,11	16,97	65,26	3,74	—
Salze	11,39	12,99	14,96	14,06	10,51	5,92

Vegetabilische Nahrungsmittel.

In 1000 Theilen:	Getreidemehl (nach Payen)	Erbsen (getrocknet nach Horsford)	Kartoffel (Durchschnittszahlen nach Liebig)	Runkelrüben (nach Horsford und Kroker)
Wasser	150,00	—	760	822,50
Eiweisskörper	132,50	280	10	20,40
Stärke	606,80	573	180	—
Zucker, Dextrin	54,80	—	—	122,60
Cellulose	26,60	76	40	25,60
Fett	16,80	—	—	—
Salze	12,50	38	10	8,90

Ueber Aschenanalysen verschiedener Nahrungsmittel vgl. Liebig, Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. Physiol., 7. Aufl. 1862.

Wie in der Zubereitung unserer Speisen, so folgen wir auch in der Art, wie wir die verschiedenen Nahrungsmittel mit einander combiniren, instinctiv der physiologischen Zweckmässigkeit. Jedes unserer Nahrungsmittel enthält die sämmtlichen Bestandtheile des Thierleibes, aber in verschiedenen Mengeverhältnissen. Albuminate, Fette, Kohlehydrate und Salze führt das Fleisch so gut wie die Kartoffel. Trotzdem können wir ebensowenig von Fleisch wie von Kartoffeln allein leben. Um dort die zureichende Menge von Kohlehydraten, hier von Albuminaten zu erhalten, würden wir von beiden Nahrungsmitteln Quantitäten bedürfen, welche unsere Verdauungsorgane nicht zu bewältigen im Stande sind. Derselbe Grund, der den Menschen nöthigt, seine Nahrung künstlich zuzubereiten, weist ihn auf eine gemischte Nahrung an. Nur während der Säuglingsperiode genügt für den menschlichen Organismus ein einziges Nahrungsmittel, die Milch. Aber auch die Milch ist kein angemessenes Nährmittel für den Erwachsenen. Die Erfahrung lehrt vielmehr, dass diesem eine gewisse Mischung verschiedener Nahrungsmittel am zuträglichsten ist. In der Art dieser Mischung und selbst in dem Mengeverhältniss der einzelnen einfachen Nahrungsstoffe bleibt theils der Willkür, theils dem individuellen Bedürfniss ein gewisser Spielraum. Nach den Durchschnittsberechnungen von Moleschott und Voit verzehrt ein erwachsener, arbeitender Mann täglich 110—130 Gr. Albuminate, 84—100 Gr. Fett, 320—400 Gr. lösliche Kohlehydrate, dazu etwa 30 Gr. Salze und 2800 Gr. Wasser. Das Verhältniss der stickstoffhaltigen zu den stickstofffreien Bestandtheilen der Nahrung ist darnach annähernd 1 : 3,7. Der täglich aufgenommene Kohlenstoff berechnet sich zu 320, der Stickstoff zu 20,2 Gramm. Der Stickstoff verhält sich also zum Kohlenstoff der Nahrung etwa wie 1 : 15. Uebrigens kann der Gehalt der Nahrung an Albuminstoffen beträchtlicher variiren als die Menge der stickstofffreien Bestandtheile. So berechnet Playfair die Kost von Gefangenen auf nur 60 Gr. Albuminate und 430 Gr. Kohlehydrate und Fette.

Der Nährwerth eines Nahrungsmittels ist theils nach seinem Gehalt an Nahrungsstoffen, theils nach der Beimengung anderer, nicht nährfähiger Substanzen zu beurtheilen. In letzterer Beziehung kommt namentlich die Cellulose in Rücksicht, die nicht bloss zu ihrem grössten Theile nicht verdaut wird, sondern auch den Nährwerth der ihr beigemengten Nahrungsstoffe beeinträchtigt, weil sie eine raschere Bewegung der Nahrung durch den Darm veranlasst, so dass dieselbe minder vollständig ausgenützt wird. Aus diesem Grunde sind die animalischen Nahrungsmittel den vegetabilischen in noch höherem Grad überlegen, als ihrem meistens grösseren Reichthum an Nahrungsstoffen entspricht. Ausserdem ist auf die Auswerthung der Nahrung auch das Verhältniss von Einfluss, in welchem in ihr die einzelnen Nahrungsstoffe gemischt sind. Meistens scheint hier die Regel zu gelten, dass durch den Zusatz der leichter resorbirbaren Stoffe zur Nahrung die Aufnahme der schwerer resorbirbaren beschränkt wird. So verwerthet der Pflanzenfresser weniger Cellulose, wenn man ihm gleichzeitig Zucker dar-

reicht; auch die Ausnützung der Eiweissstoffe des Heues wird durch Zucker und Stärke, nicht aber durch Fettzugabe vermindert.

Das Verhältniss der stickstoffhaltigen zu den stickstofffreien Bestandtheilen in einzelnen Nahrungsmitteln ist folgendes:

Frauenmilch	1 : 3	Weizenmehl	1 : 4,6
Linsen und Erbsen . .	1 : 2	Hafermehl	1 : 5
Hasenfleisch	1 : 2	Roggenmehl und Gerste	1 : 5,7
Ochsenfleisch	1 : 1,7	Kartoffeln	1 : 10
Schweinefleisch . . .	1 : 3	Reis	1 : 12
Kalbfleisch	1 : 1		

Da das Normalverhältniss in der Gesammtnahrung, wie wir oben gesehen haben, 1 : 3,7 ist, so folgt aus diesen Zahlen schon, dass die Nahrung des Erwachsenen eine aus verschiedenen Nahrungsmitteln gemischte sein muss, wenn nicht ein Ueberschuss bei den Fleischsorten an Albuminaten, bei den Vegetabilien an Kohlehydraten zugeführt werden soll. In dem einzigen Nahrungsmittel des Säuglings, in der Milch, ist das Verhältniss der stickstoffhaltigen und stickstofffreien organischen Bestandtheile 1 : 3, es bedarf also der Säugling mehr Albuminate als der Erwachsene. In dem Nahrungsmaterial des Vogelembryo, in dem Eidotter ist die Menge der stickstoffhaltigen Bestandtheile noch grösser (1 : 2). Die Erklärung dieser Thatsache hat nach unsern Betrachtungen über die Quellen der lebendigen Kräfte im Thierorganismus (§. 32) keine Schwierigkeit. Der Erwachsene schöpft seine Kräfte vorzugsweise aus der Verbrennung stickstofffreier Körper; der sich entwickelnde Organismus dagegen bedarf der stickstoffreichen Bestandtheile zum Aufbau seiner Gewebe. Man sieht hieraus, wie verderblich das populäre Vorurtheil ist, das die Mehrzahl der Kinder zu einer amylumreichen stickstoffarmen Kost verurtheilt.

Die Beurtheilung des Nährwerthes der Nahrungsmittel hat man früher oft allein auf die Zusammensetzung derselben gestützt. Den richtigen Weg haben einerseits Henneberg, Stohmann u. A. beim Pflanzenfresser, anderseits Voit beim Fleischfresser eingeschlagen, indem sie die Menge der im Koth ungenützt wieder entfernten Nahrungsbestandtheile zu bestimmen suchten. Augenscheinlich ist daher auch beim Menschen, für welchen jedoch ähnliche Untersuchungen noch nicht vorliegen, die gewöhnliche Schätzungsweise des Werthes der Lebensmittel, welche bloss den Gehalt an Nahrungsstoffen zu Grunde legt, eine unrichtige; man müsste ausserdem die Assimilirbarkeit derselben, die für jeden Nahrungsstoff zugleich von den übrigen nährfähigen und nicht nährfähigen Substanzen abhängig ist, in Rechnung bringen *).

Mit den Nahrungsmitteln und neben denselben geniessen wir eine Reihe von Substanzen, welche nicht oder nur zum geringsten Theil ihrem Nährwerthe, sondern hauptsächlich theils der Wirkung auf Geruchs- und Geschmacksorgan, theils einem durch das Nervensystem vermittelten Einfluss auf das Gesammtbefinden ihre Bedeutung verdanken. Manche dieser Genussmittel regen ausserdem die Drüsen der Mundhöhle und des Magens zur Absonderung an und begünstigen so den Verdauungsprocess. Ausser den Gewürzen gehört hierher das

---

*) Moleschott, Physiol. der Nahrungsmittel, 1850. Voit, Sitzungsber. der bayr. Akad. 1869. Stohmann, Zeitschr. f. Biologie, Bd. 6.

Kochsalz, das wir den Speisen in viel grösserer Quantität beimengen, als seine Function als Nährmittel es fordert. Auch die Ansäuerung der Speisen und die bei gewissen Zubereitungsweisen eintretende Bildung empyreumatischer Producte hat wohl eine ähnliche Bedeutung. Die Fleischbrühe und das ihr gleichwerthige Fleischextract Liebig's enthalten, neben organischen Bestandtheilen (Leim, Kreatin, Kreatinin u. s. w.), die nur einen sehr geringen oder keinen Nährwerth besitzen, die Aschenbestandtheile des Fleisches, die aber, ähnlich wie das Kochsalz, zum grösseren Theil als Genussmittel dienen, da, abgesehen von dem Fleisch selbst, dem bei der Kochung allerdings ein grosser Theil seiner Salze entzogen wird, andere Nahrungsmittel, namentlich die grünen Gemüse, die nämlichen Aschenbestandtheile (Kalisalze und Phosphate) in zureichender Menge und jedenfalls in einer viel billigeren Form als das Fleischextract enthalten. Eine Reihe der verbreitetsten Genussmittel endlich verdankt ihre Anwendung ausschliesslich ihrer erregenden, unter Umständen auch betäubenden Wirkung auf das Nervensystem: so Thee, Kaffee, Tabak und die alkoholischen Getränke. Eine Wirkung auf den Stoffwechsel, die man früher einzelnen dieser Genussmittel, besonders dem Kaffee zuschrieb, hat sich nicht bestätigt. Maassvoll genossen bilden sie, namentlich wo einmal die Gewohnheit ihres Gebrauchs eingetreten ist, werthvolle Reizmittel für die Thätigkeit des Gehirns. Neuerdings hat man auch die Fleischbrühe und das Fleischextract in dieselbe Classe vou Genussmitteln einzureihen versucht, da die unter den Fleischsalzen vorwiegenden Kaliverbindungen in grösserer Menge eine zuerst excitirende, dann lähmende Wirkung auf das Herz äussern (Kemmerich). Versuche am Menschen machen es aber zweifelhaft, ob die gewöhnliche Dosis jener Genussmittel zureicht, um auch nur geringe Wirkungen auf das Nervensystem hervorzubringen (Bunge) *).

§. 40. Hunger und Durst.

Die Nahrungsaufnahme wird regulirt durch die Hunger- und Durstempfindung. Diese Empfindungen werden peripherisch localisirt, der Hunger im Magen, der Durst an der hinteren Schlundwand, beide sind jedoch vorzugsweise von centralen, nur in sehr geringem Grade von peripherischen Ursachen abhängig. Der centrale Ursprung dieser Empfindungen gibt sich daran zu erkennen, dass eine dauernde Stillung derselben nur zu Stande kommt, wenn dem Blute die Nahrungsstoffe oder das Wasser, an denen es verarmt ist, wieder zugeführt werden, auf welchen Wegen dies übrigens geschehen möge. So kann der Durst durch Wasserinjection in die Venen gehoben werden (Dupuytren), und Menschen, welche durch eine Duodenalfistel ihre Nahrung wieder verlieren, leiden trotz der Anfüllung des Magens mit Speisen Hunger, dieser wird aber beseitigt, wenn man die Producte der Magenverdauung direct in den Anfang des Dünndarms einbringt (Busch). Thiere, deren Magennerven (Vagus und Sympathicus) durchschnitten sind, äussern fortan ihr Nahrungsbedürfniss. Ebenso dauern

*) Rochleder, Genussmittel und Gewürze. 1852. Voit, Einfluss des Kochsalzes, Kaffees und der Muskelbew. auf den Stoffwechsel. 1860. Kemmerich, Pflügers Archiv, Bd. 1 und 2. Bunge, ebend. Bd. 4.

bei Thieren, denen die sensibeln Nerven zur hinteren Schlundwand (Glossopharyngeus und Laryngeus sup.) getrennt wurden, die Aeusserungen der Durstempfindung fort. Anderseits sprechen aber auch geläufige Beobachtungen dafür, dass örtliche Einwirkungen nicht ganz ohne Einfluss auf diese Empfindungen sind: so kann, wenn auch nur vorübergehend, der Durst durch Befeuchtung der Schlundwand, der Hunger durch Anfüllung des Magens mit unverdaulichen Massen gestillt werden; ähnlich scheinen locale Anästhetica (Opium, Alkohol, Tabak u. dgl.) zu wirken. Hiernach haben wir wohl anzunehmen, dass Hunger und Durst zunächst in Zuständen jener Nervencentren ihre Quelle haben, von welchen die sensibeln Nerven der betreffenden Organe entspringen. Diese Nervencentren aber, die Wurzelgebiete des Vagus und Glossopharyngeus im verlängerten Mark, werden in ihren Erregungszuständen theils direct durch das in ihnen strömende Blut bestimmt, und die so empfangenen Erregungen localisiren sich dann peripherisch, theils leiten die Nerven die Eindrücke, die sie in ihren Ausbreitungen empfangen, jenen Nervencentren zu. Die Wurzelgebiete der Nerven im verlängerten Mark stehen dann noch mit unbekannten Theilen des Grosshirns in Verbindung, in welchen die Hunger- und Durstempfindungen zum Bewusstsein gelangen.

Hunger und Durst wurden früher meistens als rein locale Empfindungen angesehen. Die Thatsache, dass Thiere, welchen die beiden Lungenmagennerven durchschnitten sind, noch fortfahren, Nahrung aufzunehmen, suchten Brachet und Arnold auf die Gewohnheit zurückzuführen. Durch die oben geltend gemachten Thatsachen, die einen centralen Ursprung jener Empfindungen ausser Zweifel stellen, ist dagegen neuerdings Schiff veranlasst worden, die Bedeutung peripherischer Einwirkungen überhaupt gänzlich zu leugnen. Dem dürften aber nicht nur, wie oben bemerkt, allbekannte Erfahrungen widersprechen, sondern auch die Analogie mit andern Empfindungen, die ebenfalls, wie z. B. die Empfindung des Athembedürfnisses, als Regulatoren der von dem Willen der Thiere abhängigen Functionen dienen, scheinen mir einen doppelten Einfluss, einen centralen und peripherischen, wahrscheinlich zu machen. Während die dauernde Stillung des Hunger- und Durstgefühls allerdings nur durch die Einwirkung des Blutes auf die erwähnten Nervencentren zu Stande kommen kann, dürften dagegen die peripherischen Einwirkungen, welche mit der Anfüllung des Magens und der Befeuchtung der Schlundwand verbunden sind, jene einstweilige Lösung der Empfindungen vermitteln, welche zum regelmässigen Ablauf der Functionen ebenso erforderlich ist wie die Regulation durch die Blutmischung. Unser Hunger ist gestillt, bevor sich das Blut mit resorbirter Nahrung gesättigt hat. Diese durch peripherische Einwirkungen bedingte Regulation bei der Nahrungsaufnahme wird dann nothwendig hinwegfallen, wenn die sensibeln Nerven der Organe durchschnitten sind. In der That haben schon Brachet und Arnold bemerkt, dass Thiere, bei denen die Vagi durchschnitten sind, häufig die Nahrung im Uebermass verschlingen *).

---

*) Longet, Anatomie u. Physiol. des Nervensystems, Bd. 2. Schiff, physiologie de la digestion, t. I.

2. Der Mechanismus der Verdauung.

§. 41. Verarbeitung der Speisen in der Mundhöhle.

Die mechanische Verarbeitung der Nahrung geschieht hauptsächlich in der Mundhöhle, wo sie die Vorbereitung des ganzen Verdauungsgeschäftes bildet. Der Bissen wird zunächst von den meisselförmigen Schneidezähnen und von den Eck- oder Reisszähnen ergriffen, welche die erste Zertheilung desselben zu Stande bringen. Durch die Zunge wird dann der Bissen unter die Backzähne der einen Seite geschoben und hier durch die Bewegungen des Unterkiefers am Oberkiefer vollends zerrieben. Unterstützt wird diese mechanische Verarbeitung durch den Speichel, der in Folge des Reizes, den die Zerkauung des Bissens auf die Mundhöhlenschleimhaut ausübt, in reichlicher Menge aus den Speichel- und Schleimdrüsen der Mundhöhle ergossen wird und den Bissen durchfeuchtet.

Den wichtigsten Antheil an der Verarbeitung des Bissens in der Mundhöhle haben die Unterkiefer- und Zungenbewegungen. Der Unterkiefer kann theils nach unten und oben, theils in horizontaler Richtung bewegt werden. Durch die erstere Bewegung werden die beiden Zahnreihen abwechselnd von einander entfernt und gegen einander gepresst, bei der letzteren reiben sich die Zahnreihen an einander. Diese vielseitige Bewegung des Unterkiefers ist durch die eigenthümliche Beschaffenheit seines Gelenkes ermöglicht. Die Gelenkrolle desselben bewegt sich nämlich nicht in einer Gelenkpfanne, sondern auf einer zweiten Gelenkrolle (dem tuberculum articulare). Beide Gelenkrollen haben eine Bandscheibe zwischen sich, die für jede eine Art Gelenkpfanne bildet und so das ganze Gelenk eigentlich in zwei Gelenke trennt. Bei der Oeffnung des Mundes geschieht eine Bewegung nach vorn um die Axe des oberen Gelenks und eine Bewegung nach hinten um die Axe des untern, d. h. die Bandscheibe dreht sich auf dem tuberculum articulare nach vorn, und der Gelenkkopf des Unterkiefers dreht sich auf der unteren Pfanne der Bandscheibe nach hinten. Bei der Schliessung des Mundes haben beide Bewegungen die entgegengesetzte Richtung. Die Drehung im obern Gelenk bewirkt, dass bei der Oeffnung des Mundes zugleich der Kiefer nach vorwärts rückt, wodurch beim nachherigen Schliessen die Zahnreihen unmittelbar mit ihren schneidenden Kanten auf einander treffen können, während sonst die untere Zahnreihe gegen die obere zurückstehen würde; ausserdem werden durch jenes Vorwärtsrücken des Kiefers die zwischen Kiefer und Wirbelsäule liegenden Weichtheile vor der Zusammenpressung geschützt. Die Bewegung nach vorn bleibt allein übrig, wenn die Drehungen in beiden Gelenken gleich gross sind und daher gegenseitig sich aufheben; ist der Unterkiefer nach vorn bewegt, so kann er dann auch in weiterem Umfang seitlich verschoben werden.

Unterstützt wird der Unterkiefer in dem Kaugeschäft durch die Bewegungen der Zunge. Diese kann als Ganzes durch die Muskeln, welche sie mit dem Zungenbein, dem Unterkiefer und dem Schläfenbein verbinden, nach allen Richtungen bewegt werden, ausserdem aber kann sie durch die in ihrer Substanz liegenden Längs- und Quermuskeln auf die mannigfachste Weise ihre Gestalt verändern. Die Zunge schiebt den in die Mundhöhle gelangten Bissen zwischen die Zahnreihen und verhindert durch ihr Anpressen sein Zurückfallen in die Mundhöhle. Sie functionirt hierbei ebensowohl als Bewegungs- wie als Tastorgan. Als letzteres prüft sie die Beschaffenheit des Bissens, um ihn, sobald er genügend zerkaut ist, zum Schlingen in die Schlundhöhle zuzulassen. Beim Einsaugen von Flüssigkeiten legt sich die Zunge zwischen die vorderen Gaumenbögen und schliesst dadurch die Luft der Rachen- und Nasenhöhle ab.

Die Bewegung des Unterkiefers nach unten geschieht durch den Geniohyoideus, Mylohyoideus und den vordern Bauch des Digastricus, also durch lauter Muskeln, die vom Zungenbein entspringen, es wird daher gleichzeitig bei jenen Bewegungen das Zungenbein durch die sich an ihm inserirenden Muskeln (Omo-, Sterno- und Thyreohyoideus) nach unten fixirt. Die Bewegung nach oben geschieht durch den Masseter, Temporalis und Pterygoideus internus, die Bewegung nach vorn durch die beiden Pterygoidei, endlich die seitliche Bewegung durch den Pterygoideus externus der entsprechenden Seite. Man hielt früher das Kiefergelenk für ein einziges Charnier, dessen Gelenkgrube hinter dem tuberc. articulare gelegen sei. W. Henke hat den wahren Mechanismus dieses Gelenkes dargethan *).

Die Bewegung der Zunge nach unten und vorn wird durch den Hyoglossus und Genioglossus, die Bewegung nach oben und hinten durch den Styloglossus vermittelt. Diese Bewegungen geschehen zugleich seitlich, sobald nur der Muskel der einen Seite wirkt. Die Gestaltänderungen der Zunge sind vorzüglich von den in ihrer eigenen Substanz liegenden Longitudinalis und Transversus linguae abhängig. Gleichzeitige Contraction der Längs- und Querfasern macht die Zunge hart und dick, bei blosser Contraction der Querfasern verlängert sie sich, bei blosser Contraction der Längsfasern verkürzt sie sich und wird breiter. Wenn bloss die obern Querfasern sich verkürzen, so wird der Zungenrücken hohl, wenn die untern sich verkürzen, so wird er gewölbt. Wenn die obern Längsfasern sich verkürzen, so wird die Zungenspitze gehoben, wenn die untern sich verkürzen, so wird sie gesenkt. Das nervöse Centralorgan für die Kaubewegungen liegt in der medulla oblongata, die Nervenfasern der Kaumuskeln gehören der motorischen Wurzel des Trigeminus an.

§. 42. Mechanismus des Schluckens.

Der zerkleinerte Bissen sammelt sich auf dem ausgehöhlten Zungenrücken. Indem die Zunge mit ihrem vordern Theil, namentlich mit ihrer Spitze an den harten Gaumen andrückt, wird dann der Bissen zwischen

*) Henke, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R., Bd. 8. Langer, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 39.

die Bögen des weichen Gaumens geschoben. Nun schliessen sich alsbald die beiden Schenkel des vordern Gaumenbogens an einander und verhindern dadurch die Rückkehr des Bissens in die Mundhöhle. Ebenso nähern sich die Schenkel des hintern Gaumenbogens, indem sie in ihrem oberen Theil das Zäpfchen zwischen sich fassen. Zugleich wird durch die Heber des Gaumens das ganze Gaumensegel nach oben gezogen, so dass es horizontal ausgespannt sich nach hinten bis an die Schlundkopfwand erstreckt und den Zugang zur Nasenhöhle vollkommen abschliesst. Sodann nähert sich der Kehlkopf dem Zungenbein und wird mit dem Zungenbein nach vorn und oben gegen den Unterkiefer gezogen. Der Eingang zum Kehlkopf wird durch den Kehldeckel in Folge der Contraction der an letzterem befestigten Muskeln verschlossen. Sobald hierauf der Bissen über die Zungenwurzel gleitet, wird der Schlundkopf gehoben, die Schlundschnürer contrahiren sich, und es wird durch die sich hieran schliessende peristaltische Zusammenziehung der Speiseröhre der Bissen in den Magen gefördert.

Der grösste Theil der Schluckbewegungen ist dem Willen entzogen. Nur der Anfang derselben geschieht willkürlich. Ist aber einmal der Bissen durch die Contraction des vordern Gaumenbogens von der Mundhöhle abgeschlossen, so kann der Eintritt der weiter folgenden Bewegungen nicht durch den Willen aufgehalten werden.

Man kann den ganzen Mechanismus des Schluckens in drei Acte trennen. Im ersten gelangt der Bissen bis hinter den vordern Gaumenbogen, im zweiten tritt er durch den Schlund in den Anfang des Oesophagus, im dritten gelangt er durch den Oesophagus in den Magen. Im ersten Act ist ausschliesslich die Muskulatur der Zunge, im dritten die Muskulatur des Oesophagus wirksam. Dagegen ist im zweiten Act die Muskelwirkung eine sehr zusammengesetzte. Durch die Glossopalatini werden die vordern, durch die Pharyngopalatini die hintern Gaumenbögen geschlossen, durch den Levator und den Circumflexus palati wird das Gaumensegel nach oben befestigt. Durch den vordern Bauch des Digastricus, den Genio- und Mylohyoideus wird, während der Unterkiefer durch die Contraction der Kaumuskeln fixirt ist, das Zungenbein nebst dem Kehlkopf nach oben gezogen, durch den Hyothyreoideus wird noch weiter der Kehlkopf dem Zungenbein genähert, und endlich durch Thyreo- und Aryepiglotticus der Kehlkopfeingang geschlossen. Stylo- und Salpingopharyngeus heben den Schlundkopf nach oben, und die Constrictores pharyngis endlich fördern den Bissen in den Anfang der Speiseröhre.

Eine genauere Einsicht in den Mechanismus des Schluckens hat zuerst Dzondi, gestützt auf die anatomische Zergliederung der Theile, gegeben. Seine Schlüsse sind durch Czermak's Beobachtungen mit Hülfe des Kehlkopfspiegels grossentheils bestätigt worden. Letzterer hat namentlich den Mechanismus des Kehlkopfverschlusses erforscht. In Fällen, in denen der Kehldeckel fehlte, sah er einen vollständigen Verschluss durch Verengerung der Stimmritze zu Stande kommen. Die Thatsache, dass der zweite und dritte Schluckact vollkommen unwillkürlich erfolgen, erklärt sich aus der reflectorischen Natur dieser Bewegungen. An narkotisirten Thieren sieht man bei Reizung der Schleimhaut des Gaumensegels, der Pharynxwand und des Kehlkopfs, ebenso bei directer Reizung der

centralen Enden des Glossopharyngeus und Laryngeus sup. Schluckbewegungen eintreten. Das Centrum dieser Bewegungen scheint gleichfalls in der med. oblongata zu liegen. (Vergl. Physiologie der Centralorgane.) Die Nerven der am Schluckact betheiligten Muskeln stammen theils vom Trigeminus, theils vom Pharyngealgeflecht *).

§. 43. Bewegungen des Magens.

Der Magen, der im leeren Zustand seine grosse Krümmung nach unten kehrt, dreht sich, wenn er angefüllt wird, indem sich die grosse Krümmung nach vorn, die kleine nach hinten wendet. Diese Bewegung ist lediglich eine passive, da der Magen bei seiner Ausdehnung die grösste Oberfläche derjenigen Seite des Bauchraumes zukehren muss, wo sich der geringste Widerstand befindet, d. h. der vordern Bauchwand. Ausserdem beginnen mit der Anfüllung des Magens active Contractionen der die Muskelhäute zusammensetzenden Muskelfaserzellen. In Folge derselben bildet sich zunächst an der Cardia eine Einschnürung, welche dann langsam gegen den Pylorus hin wandert. Diese Einschnürung ist am stärksten an der grossen Curvatur. Die Massen, die in den Blindsack des Magens herabgefallen sind, bewegen sich daher hauptsächlich längs der grossen Curvatur gegen den Magenpförtner. So lange die Nahrung noch wenig verflüssigt ist, kann sie durch den Magenpförtner, dessen Kreismuskelfasern (sphincter pylori) dauernd contrahirt sind, nicht hindurchtreten, sie kehrt daher längs der kleinen Curvatur wieder gegen die Cardia zurück. Diese Bewegung wird unterstützt durch eine vom Pförtner gegen die Cardia gerichtete Contraction, welche regelmässig der ersten Contractionswelle folgen, aber sich nur über die rechte Magenhälfte erstrecken soll (Magendie, Schiff). In Folge dessen müssen die Speisen innerhalb des Magens eine Art von Kreisbewegung machen, bis sie durch den Pförtner in den Zwölffingerdarm gelangen. Diese Kreisbewegung hat in der That zuerst Beaumont in dem Magen eines mit einer Fistel behafteten Mannes beobachtet. Je länger der Magen angefüllt ist, um so mehr erschlafft zeitweise der Pylorus, so dass zuletzt auch die festen und unlöslichen Theile des Mageninhalts durch ihn hindurchtreten. Man bezeichnet am Magen, wie an allen glatten Muskelschläuchen, die von oben nach unten fortschreitende Bewegung als peristaltische, die in umgekehrter Richtung verlaufende als antiperistaltische Contraction (von περιστέλλω umhüllen). Der Magen empfängt vom Vagus und vom Splanchnicus Nervenfäden. Die Betheiligung dieser beiden Nerven an den Magenbewegungen ist noch nicht vollständig

*) Dzondi, die Functionen des weichen Gaumens, 1831. Czermak, der Kehlkopfspiegel, 2. Aufl. 1863. Wild, Zeitschr. für rat. Med., Bd. 5. Bidder, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1865. Waller und Prévost, archives de physiol. 1870.

ermittelt. Reizung des Splanchnicus oder des Sympathicus hat keinen bemerkbaren Einfluss; Reizung des Vagusstammes bewirkt dagegen starke Magenbewegungen. Uebrigens dauern die normalen Contractionen nach der gleichzeitigen Durchschneidung des Vagus und Splanchnicus fort. Hieraus ist zu schliessen, dass der Magen ausserdem seine eigenen motorischen Centra besitzt, man betrachtet als solche die zahlreichen in der Bindegewebsschichte befindlichen Ganglien.

Auf einer combinirten Wirkung der Bauchpresse und der Muskulatur des Magens beruhen die Bewegungen des Erbrechens. Jedem Brechact gehen antiperistaltische Bewegungen der Magenwandung voran. Im Moment des Erbrechens erweitert sich dann die gewöhnlich geschlossene Cardia, und der Cardialtheil des Magens wird nach oben gehoben. Gleichzeitig wird durch eine tiefe Inspiration das Zwerchfell nach unten bewegt, worauf, während das Zwerchfell in dieser Lage fixirt bleibt, die Muskeln der Bauchwände sich contrahiren. So wirken also Verengerung des Bauchraumes in allen Richtungen, Antiperistaltik des Magens und Erweiterung der Cardia zusammen, um den Mageninhalt zu entleeren. Während man früher in der Regel den Brechact auf die Antiperistaltik des Magens zurückführte, ist man seit Magendie geneigt gewesen, die Bauchpresse für den ausschliesslichen Motor dieser Bewegung anzusehen. Magendie fand nämlich, dass Hunde, denen er eine Schweinsblase statt des Magens eingenäht hatte, den Inhalt dieser nach der Einspritzung von Brechweinstein in eine Vene erbrachen. Dagegen wies Rühle darauf hin, dass im Moment des Erbrechens die zuvor contrahirte Cardia erschlafft, und dem entsprechend fand er, als er ein Manometer in die Magenhöhle einführte, dass der Druck in derselben nicht zu-, sondern abnimmt. Schiff fand sodann, dass Magendie's Versuch nur gelingt, wenn man einen Theil der Cardia nicht abgetrennt hat. Die Erschlaffung und Hebung der Cardia führt Schiff auf eine active Contraction ihrer Längsfasern zurück. Wenn daher diese bei Thieren durch Quetschung zerstört wurden, so sollen nach Darreichung von Brechmitteln nur noch fruchtlose Brechanstrengungen stattfinden *).

§. 44. Bewegungen der Därme.

Die normalen Bewegungen der Därme bestehen in regelmässig von oben nach unten fortschreitenden Contractionen, die mit dem Eintritt der in dem Magen veränderten Speisen in den Dünndarm, 2—6 Stunden nach der Mahlzeit beginnen. Bei dem Eröffnen der Bauchhöhle werden diese Bewegungen bei den meisten Thieren stärker und zugleich, wie es scheint, unregelmässiger. Sie bestehen dann erstens in ringförmigen Einschnürungen, die in wechselnder Richtung verlaufen, und zweitens in einer Bewegung der einzelnen Abschnitte des Darms gegen einander, wodurch die Lage der Darmwindungen sich manchfach verändert. Die erstgenannte Bewegung,

---

*) Beaumont, experiments and observations on the gastric juice, 1834. Schiff, Archiv der Heilk. Bd. 2 und physiol. de la digest. t. II. Magendie, sur le vomissement. 1813. Budge, Lehre vom Erbrechen. 1840.

an welcher sich Dünn- und Dickdarm betheiligen, wird durch die Kreismuskelfasern, die letztgenannte, welche hauptsächlich am Dünndarm beobachtet wird, durch die Längsmuskelfasern bewirkt.

Die peristaltischen Bewegungen werden hervorgerufen oder verstärkt durch directe mechanische oder elektrische Reizung, durch Luft- oder Sauerstoffzutritt, während CO_2 dieselben hemmt (O. Nasse), sowie durch rasche Temperaturschwankungen. Von grossem Einflusse ist ferner die Bluterfüllung der Darmgefässe. Sowohl Hyperämie des Darms wie Abschneidung der Blutzufuhr durch Compression der Aorta wirken erregend (Schiff). Vielleicht ist die normale Peristaltik, die bei der Erfüllung mit Speisen eintritt, zunächst ebenfalls durch die Hyperämie veranlasst, die den Verdauungsprocess begleitet. Respirationsstörungen (z. B. Compression der Luftröhre) pflegen fast momentan die Darmbewegungen zu beschleunigen, während die Darmgefässe sich mit dunkelrothem Blute erfüllen. Anderseits findet man bei verbluteten Thieren ebenfalls eine ungewöhnlich starke Peristaltik. Eine Reihe von Giften wirkt, vom Blute aus dem Darm zugeführt, erregend auf die Bewegungen desselben: so namentlich Nicotin, in geringerem Grade Atropin, Digitalin, Morphin u. a. (Nasse, Keuchel), auch die Wirkung der meisten Laxantien (Senna, Crotonöl u. s. w.) beruht ausschliesslich oder vorzugsweise auf einer Verstärkung der Peristaltik (Radziejewsky). Der erregenden Wirkung pflegt dann später ein Stadium verminderter Reizbarkeit oder bei grösseren Dosen sogar Lähmung der Bewegungen zu folgen.

Die Darmbewegungen stehen unter einem dreifachen Nerveneinfluss: sie sind von den Gangliengeflechten zwischen den Muskelschichten der Darmwandung (Auerbach'scher Plexus), von dem Vagus und von dem Sympathicus abhängig, welcher letztere seine wirksamen Fasern aus dem Rückenmark empfängt. Auf Erregungen, die von den Darmganglien ausgehen, führt man jene Bewegungen zurück, welche ausgeschnittene Darmstücke noch zeigen, ebenso alle durch die oben erwähnten Reize eintretenden Contractionen; doch mag hierbei immerhin auch die unmittelbare Erregung der glatten Muskelfasern des Darmrohrs betheiligt sein. Die so durch die eigenen nervösen Apparate des Darms unterhaltenen Bewegungen werden nun durch die im Vagus vom Gehirn, im Splanchnicus vom Rückenmark zutretenden Nervenfasern modificirt. Reizung des Vagus beschleunigt in der Regel die Peristaltik. Bei Reizung des Splanchnicus beobachtet man wechselnde Erfolge. Erregt man diesen Nerven am lebenden Thier unmittelbar nach Eröffnung der Bauchhöhle durch starke Reize, so beobachtet man ausnahmslos Stillstand der Peristaltik entweder des ganzen Darms oder einzelner Abschnitte desselben; längere Zeit nach der Blosslegung der Därme, namentlich aber nach eingetretenem Tode bringt dagegen auch seine Erregung meistens beschleunigte Bewegungen hervor. Worauf dieser wechselnde Erfolg beruht, ist noch nicht genügend aufgeklärt. Durch die oben erwähnten erregenden Gifte (Nicotin, Atropin u. s. w.) wird in

der Regel zugleich die hemmende Wirkung des Splanchnicus und des Rückenmarks aufgehoben.

Die hemmende Wirkung der Splanchnicusreizung auf die Darmbewegungen ist von Pflüger entdeckt worden. Derselbe bezeichnete darnach denselben als einen Hemmungsnerven und verglich seinen Einfluss auf den Darm mit demjenigen des Vagus auf das Herz. (S. Herzbewegungen, §. 73.) Dass dieser Nerv unter Umständen auch erregend wirke, wurde zuerst von Ludwig hervorgehoben und seither von allen Seiten bestätigt. Lister's Angabe, dass schwache elektrische Reize erregend, stärkere hemmend wirken, habe ich in manchen Fällen richtig befunden; immer griff aber dann nach kurzer Zeit die erregende Wirkung auch für stärkere Reize Platz. Um die verschiedenen Erfolge an lebenden und getödteten Thieren zu erklären, nimmt O. Nasse an, der Splanchnicus enthalte hemmende und erregende Fasern, von denen aber die ersteren schneller abstürben. Nach Mayer und Basch soll dieser Nerv bloss ein motorisch erregender sein, die Hemmung der Darmperistaltik führen sie auf eine durch Contraction der kleinen Arterien erzeugte Aufhebung der Blutzufuhr zurück. Hiergegen ist aber zu bemerken, dass die Hemmung ohne sichtlich veränderte Blutinjection des Darms zu erfolgen pflegt, während bei vollständiger Compression der Aorta man den Darm erblassen, gleichzeitig aber stürmische Bewegungen beginnen sieht. Hiernach scheint es, dass Circulationsstörungen jeder Art, vielleicht in Folge der Anhäufung reizender Zersetzungsproducte, erregend auf die motorischen Ganglien des Darms wirken. Fällt aber die Annahme, dass der hemmende Einfluss des Splanchnicus von seiner Wirkung auf die Gefässmuskeln herrühre, so muss er wohl direct hemmende Fasern aus dem Rückenmark beziehen. Hierfür spricht auch der beinahe ganz constante Erfolg der Rückenmarksreizung. Nicht bloss bei der elektrischen Erregung des Rückenmarks, auf welche wegen der nicht zu vermeidenden Stromesschleifen weniger Gewicht zu legen ist, sondern namentlich auch bei Reflexkrämpfen in Folge der Strychninvergiftung sieht man regelmässig während des Tetanus der Körpermuskulatur die Darmperistaltik stille stehen. Hiernach halte ich die Annahme, dass der Splanchnicus hemmende und erregende Fasern dem Darm zuführt, auch jetzt noch für die wahrscheinlichste, möchte dagegen vermuthen, dass nicht die Nervenfasern mit verschiedener Geschwindigkeit absterben, sondern dass die hemmenden Zwischenapparate (Ganglien) der Darmwandung im blossgelegten Darm bald ausser Function treten, so dass die Einwirkung der motorischen Vorrichtungen allein übrig bleibt. Thatsachen, welche diese Annahme unterstützen, werden wir in der Physiologie des Herzens, der Athmung und der Nervencentren kennen lernen.

Die Reizung des Vagus hat ebenfalls keine ganz constanten Erfolge. Zuweilen beobachtet man, während der Magen in lebhafte Contractionen geräth, gar keine merkliche Wirkung auf den Darm. Nach Mayer und Basch soll sogar Vagusreizung zuweilen die Peristaltik hemmen. Doch gilt dies wohl nur für die Reizung des Vagusstammes am Halse, wo die Wirkung durch den Einfluss auf das Herz complicirt wird. Wenn man das Verhalten dieses Nerven in Bezug auf die Darmbewegung prüfen will, so ist es daher überhaupt empfehlenswerth, direct seine Abdominaläste zu reizen: in diesem Fall vermisst man kaum jemals die erregende Wirkung *).

*) Pflüger, ein Hemmungsnervensystem für die Bewegungen des Dünndarms. 1857. Ludwig u. Kupffer, Wiener Sitzungsber. Bd. 25. Lister,

Engelmann hat darauf aufmerksam gemacht, dass die durch Reize hervorgerufenen Contractionen des blossgelegten Darms von der gereizten Stelle aus regelmässig nach zwei Richtungen, peristaltisch und antiperistaltisch, fortschreiten. Die peristaltische Welle des Dünndarms findet ihr Ende an der Bauhin'schen Klappe, die antiperistaltische Welle am Magenpförtner. Da andere Muskelhäute mit ähnlichem Bewegungsmodus, z. B. der Ureter, keine Gangliengeflechte besitzen sollen, so vermuthet E., dass auch am Darm die Peristaltik auf directe Reize nicht durch den Auerbach'schen Plexus, sondern durch die, wahrscheinlich vielfach anastomosirenden, Muskelfaserzellen selbst fortgepflanzt werde*). Wenn nun auch diese Ansicht, sofern sie sich auf die durch directe Reize erregten Contractionswellen bezieht, möglich erscheint, so geht doch E. jedenfalls zu weit, wenn er überhaupt jeden Einfluss der Darmganglien in Frage stellt. Gerade der Umstand, dass die normale Peristaltik im Gegensatz zu den Erfolgen künstlicher Reize nur nach einer Richtung, von oben nach unten, vorwärtsschreitet, macht die Existenz besonderer nervöser Apparate wahrscheinlich, welche diesen zweckmässigen Zusammenhang der Bewegungen reguliren.

3. Der Chemismus der Verdauung.

A. Verdauung in der Mundhöhle.

§. 45. Structur der Mundhöhle.

Die Schleimhaut der Mundhöhle ist ausgezeichnet durch ihren Reichthum an Gefässen und Nerven sowie an Papillen mit Gefässschlingen und Nervenendigungen. Durch ihre beträchtliche Dicke und das Epithel aus abgeplatteten Zellen nähert sie sich in der Structur der sich continuirlich in sie fortsetzenden äusseren Haut. Die absondernden Drüsen, die in und unter der Mundhöhlenschleimhaut sich finden, haben sämmtlich die acinöse Form, sie bestehen aus traubenförmig angehäuften Endbläschen, deren Ausführungskanälchen sich zu einem grösseren Gang vereinigen, der die Schleimhaut durchbohrt und in die Mundhöhle einmündet. Die einzelnen Drüsenbläschen oder Alveolen sind von rundlichen oder unregelmässig polygonalen Zellen so erfüllt, dass nur ein enger centraler Raum in jedem Bläschen und feine Spalten zwischen den einzelnen Zellen übrig bleiben. Aussen ist die glashelle Membran der Alveolen von einem Blutgefässnetz umgeben, dessen Capillarausbreitung Spalträume durchsetzt, welche die Anfänge von Lymphgefässen darstellen (Gianuzzi). Man bezeichnet die kleineren

---

proceedings of the royal society. 1858. O. Nasse, Physiologie der Darmbewegung. 1866. Keuchel, das Atropin, Diss. Dorpat 1868. Radziejewsky, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870. Legros et Onimus, journ. de l'anat. et de la physiol. 1869. Mayer u. Basch, Wiener Sitzungsber. Bd. 62. Vergl. ausserdem die Literatur über Herzgifte, §. 73.

*) Engelmann, Pflüger's Archiv Bd. 4.

acinösen Drüsen der Mundhöhle als Schleimdrüsen, die grösseren als Speicheldrüsen. Die Schleimdrüsen, die höchstens 4 Millim. im Durchmesser haben, befinden sich im Bindegewebe unter der Schleimhaut besonders an einzelnen Stellen angehäuft: so um den Mund herum (glandulae labiales), an der Wange (glandulae buccales), am weichen und hintern Theil des harten Gaumens (glandulae palatinae), an der Wurzel und an den Rändern der Zunge (glandulae linguales). Die Speicheldrüsen

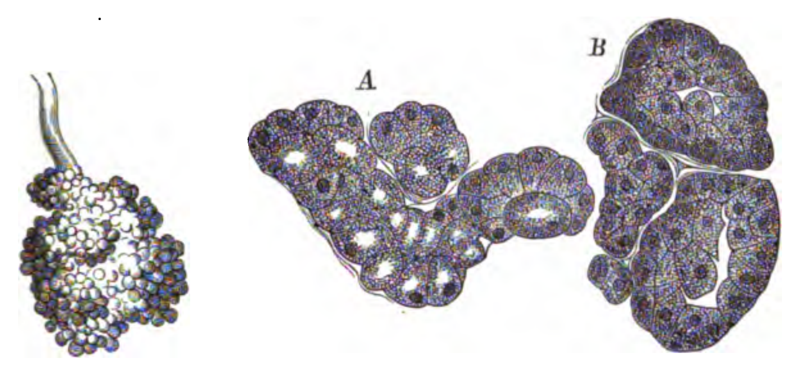


Fig. 24. Läppchen einer Speicheldrüse bei schwacher Vergrösserung.

Fig. 25. Alveolen einer Speicheldrüse bei stärkerer Vergrösserung. A. Ausgeruhte Drüse. B. Gereizte Drüse. (Nach Heidenhain.)

(Parotis, Submaxillaris und Sublingualis) unterscheiden sich von den Schleimdrüsen nur durch ihre Masse und durch die Grösse ihrer Ausführungsgänge, welche letztere eine dickere Bindegewebsumhüllung (der duct. Whartonianus sogar mit Muskelfasern) und ein einfaches Cylinderepithel besitzen.

Jede Speicheldrüse enthält zweierlei Nervenfasern: sympathische und Gehirnfasern. Die sympathischen Fasern begeben sich theils mit den Gefässen zur Drüse, theils kommen sie aus den nahe liegenden Ganglien (dem Ohrknoten, dem Unterkiefer- und Zungenganglion) hervor. Wahrscheinlich bilden alle diese Ganglien peripherische Reflexorgane für die Speichelsecretion,

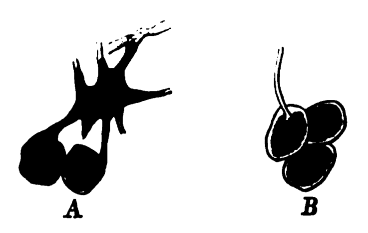


Fig. 26. Nervenendigung in den Speichelzellen nach Pflüger.

doch ist dies erst bei den Submaxillarganglien direct erwiesen worden. Innerhalb der Drüsensubstanz begeben sich nach Pflüger dunkelrandige (wahrscheinlich cerebrale) Nervenfasern in die Alveolen, um schliesslich als nackte Axencylinder in dem Protoplasma oder in dem Kern der Drüsenzellen zu endigen (Fig. 26 B); andere, meistens blassere (sympathische) Nervenfasern sollen zunächst in dem Protoplasma einer vielstrahligen Nervenzelle münden, worauf erst diese letztere durch einen kurzen Fortsatz mit dem Protoplasma einer Speichelzelle in Verbindung trete (A).

Nach Pflüger stehen auch die Cylinderepithelzellen der Speichelröhren mit Nervenfasern in Verbindung. Diese Zellen lassen nämlich an ihrer Aussenseite eine feine Faserung erkennen, welche als Ausdruck ihrer Zerspaltung in feinste varicöse Nervenfasern angesehen wird. An der Stelle, wo die Epithelzelle diesen Fasern aufsitzt, sah Pflüger frei im Protoplasma Kerne entstehen, um welche das Protoplasma anschwoll, so dass hier, an der Grenze zwischen Epithelzelle und Nervenfaser, junge Drüsenzellen aus der letzteren hervorzusprossen schienen. Die Deutung dieses Befundes ist jedoch von Henle, Heidenhain u. A. angezweifelt worden. Ebenso betrachten Kölliker und Boll die multipolaren Körper, welche mit einzelnen Drüsenzellen verbunden sind, nicht als nervöse Elemente, sondern als Bindegewebszellen, welche letzteren nach diesen Beobachtern innerhalb der membrana propria ein zusammenhängendes Maschengeflecht bilden; zugleich bestreiten sie die nervöse Natur der von den Zellen ausgehenden Fasern. Bei den Kernfortsätzen (Fig. 26 B), welche namentlich in der Unterkieferdrüse des Kaninchens leicht nachzuweisen sind, hat, wie es scheint, auch Pflüger einen Uebergang in Nervenfasern nicht mit Sicherheit constatiren können. Wenigstens stellt er in seinen neuesten Mittheilungen den Zusammenhang der Nervenfasern mit dem Protoplasma der Zellen in den Vordergrund. Während hiernach in anatomischer Beziehung die Acten über die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen offenbar noch nicht geschlossen sind, lassen die unten zu besprechenden physiologischen Thatsachen eine directe Beziehung der Nerven zu den Drüsenzellen allerdings sehr plausibel erscheinen. Ebenso machen dieselben eine fortwährende Neubildung der secernirenden Zellen wahrscheinlich, ob dieselbe nun nach Pflüger's Ansicht direct von den Nervenenden ausgehen oder in der gewöhnlichen Form der Zellenvermehrung erfolgen möge. Gianuzzi hat zuerst ein aus einer körnigen Masse mit eingelagerten Kernen bestehendes Gebilde beschrieben, welches zuweilen im Grunde der Alveolen gefunden wird, und welches er der Form seines Durchschnitts wegen den „Halbmond" nannte. Heidenhain vermuthet, dass dieser Halbmond ein Lager neu sich bildender Drüsenzellen darstellt, während Kölliker und Boll ihn für Bindegewebe erklären. Heidenhain hat ferner auf Verschiedenheiten in der Beschaffenheit der Speichelzellen aufmerksam gemacht. Die einen dieser Zellen erscheinen glasartig durchsichtig, die andern fein granulirt, jene sollen Mucin, aber kein Eiweiss, diese sollen nur Eiweiss enthalten. H. hält die Eiweisszellen für die Jugendzustände der Schleimzellen *).

§. 46. Secrete der Mundhöhle.

Das Mundsecret ist eine wässerige, meistens etwas getrübte Flüssigkeit. Diese Trübung rührt her theils von Epithelzellen der Schleimhaut und der Drüsen selbst, theils von eigenthümlichen Zellen, die den farblosen Blut- und Lymphkörpern gleichen, und die man als Schleim- oder

*) Gianuzzi, Berichte der sächs. Ges. d. W. 1865. Pflüger, die Endigung der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen, 1866, und Art. Speicheldrüsen in Stricker's Handbuch, 2. Heidenhain, Studien des Breslauer physiol. Instituts, 4. Kölliker, Gewebelehre. 5. Aufl. Boll, Archiv für mikr. Anat. Bd. 4.

Speichelkörperchen bezeichnet hat. Von den einzelnen Drüsensecreten, welche das Mundsecret zusammensetzen, ist bis jetzt hauptsächlich der Speichel der Parotis und der Submaxillaris näher untersucht worden.

Der Parotidenspeichel, den man beim Menschen durch Einlegen einer Canüle in den Duct. Stenonianus (Eckhard und Ordenstein), bei Thieren durch Anlegen künstlicher Speichelfisteln gewinnen kann, ist eine dünnflüssige, schwach alkalische Flüssigkeit. Er enthält etwas Eiweiss, von dem ein Theil beim Erhitzen gerinnt, ein anderer als Alkalialbuminat gelöst bleibt. Mucin fehlt (durch Essigsäure entsteht daher keine Fällung). Ausser Chloralkalien, phosphorsaurem Kalk und sehr geringen Mengen von Schwefelsäure und Phosphorsäure führt der menschliche Speichel Spuren von Schwefelcyankalium, die sich durch die eintretende blutrothe Färbung beim Zusatz von Eisenchlorid verrathen.

Der Submaxillarspeichel lässt sich beim Menschen nur in kleinen Quantitäten und nicht leicht vom Sublingualspeichel isolirt erhalten. In grösserer Menge wird er bei Thieren, namentlich Hunden, durch Einlegen einer Canüle in den Wharton'schen Gang und gleichzeitige Reizung der Drüsennerven gewonnen. Das Secret zeigt aber hierbei, je nachdem man die Chorda tympani oder den Sympathicus reizt, beträchtliche Unterschiede. Der Chordaspeichel ist eine klare, intensiv alkalische Flüssigkeit, die geringe Mengen von Eiweiss (Globulin) und Mucin, Chloralkalien, phosphorsaure Bittererde, phosphorsauren und kohlensauren Kalk enthält. Der Sympathicusspeichel ist eine dicke, ziemlich trübe Flüssigkeit, in der man unter dem Mikroskop zahlreiche Schleimballen findet. Er enthält Eiweiss und Mucin in grösserer Menge als der Chordaspeichel und dieselben Aschenbestandtheile wie der letztere. Ausser durch Reizung der Chorda und des Sympathicus lassen sich endlich noch aus der Submaxillardrüse geringe Mengen von Secret erhalten, wenn man den Lingualis oberhalb der Abgangsstelle der Chorda und den Drüsensympathicus gleichzeitig durchschneidet und dann die Zungenspitze durch Inductionsschläge reizt (paralytischer Speichel). Das so erhaltene Secret, das offenbar durch Reflexwirkung des Ganglion submaxillare secernirt wird, konnte jedoch noch nicht näher untersucht werden. Geschmacksreize vermögen diesen Reflex nicht auszulösen.

Der Sublingualspeichel, der sich nur schwer getrennt zur Untersuchung gewinnen lässt, scheint zäher und reicher an festen Bestandtheilen zu sein als die übrigen Speichelsorten.

Der Mundschleim, das Absonderungsproduct der Schleimdrüsen, sammelt sich, wenn man sämmtliche Speichelsecrete mittelst angelegter Fisteln nach aussen ableitet, in geringer Menge in der Mundhöhle an. Es ist eine trübe eiweiss- und mucinhaltige Flüssigkeit, in der sich zahlreiche Epithelzellen und Schleimkörperchen suspendirt finden.

In sämmtlichen hier aufgezählten Secreten wird ein Stärkeferment, das Ptyalin, gefunden. Die Menge dieses Fermentes ist aber in den

einzelnen Drüsensecreten der verschiedenen Thiere eine äusserst wechselnde; in manchen scheint dasselbe ganz zu fehlen. Ferner enthält jedes Secret beträchtliche Mengen von Kohlensäure (bis über 60 Vol.-Proc.), daher der Speichel beim Zusatz einer stärkeren Säure aufbraust; der grösste Theil der CO_2 ist chemisch gebunden, wahrscheinlich als Natronbicarbonat, ein kleinerer mechanisch absorbirt. Sauerstoff und Stickstoff werden beide in geringer Menge und bloss im absorbirten Zustande gefunden (Pflüger).

Der Mundsaft, das gemischte Secret der Speichel- und Schleimdrüsen, ist, wie sich aus den manchfachen Bedingungen, welche auf die Absonderung der einzelnen Drüsen verändernd einwirken, erklärt, eine in ihrer Zusammensetzung und Menge sehr veränderliche Flüssigkeit. Ihr Gehalt an festen Bestandtheilen schwankt zwischen 0,3 und 1 Proc., $^1/_4$ bis $^1/_3$ dieser Bestandtheile sind Mineralstoffe; das specifische Gewicht variirt zwischen 1,004 und 1,006. Die Gesammtmenge des täglich secernirten Mundsaftes soll zwischen 300 und 1500 Grammen betragen. Ptyalin ist in dem gemischten Secret immer enthalten.

Quantitative Zusammensetzung der Mundsecrete vom Hunde (nach Bidder und Schmidt).

	Parotidenspeichel.	Submaxillarspeichel.		Mundschleim
		bei geringer Absonderung	bei durch Reizung der Mundschleimhaut gesteigerter Absonderung (wahrscheinl. Chordasp.)	
Wasser	99,53	99,14	99,60	99,00
Feste Bestandtheile	0,47	0,85	0,39	0,99
Organische Substanz	0,14	0,29	0,15	0,38
Unorganische Salze	—	—	0,24	—
KaCl, NaCl	0,21	0,45	—	0,53
Phosphorsaures Na_2O	—	—	—	—
CaO	—			
MgO	—	0,116	—	0,08
Kohlensaurer Kalk	0,12			

Im Submaxillarsecret von Hunden fand Pflüger 49,2—64,7 Vol.-Proc. CO_2, 0,4—0,6 O und 0,7—0,8 N.

Ein Theil des im Speichel enthaltenen Eiweisses zeigt die Globulinreaction: er wird durch CO_2 gefällt, ein anderer Theil wird erst durch Hitze nach vorheriger Neutralisation oder durch NO_3H niedergeschlagen. Das Mucin wird aus den Mundsecreten durch Alkohol oder Essigsäure gefällt. Nur der Sympathicusspeichel enthält davon merkliche Mengen; in dem Mundschleim dagegen überwiegt es über das Eiweiss. Alle diese Niederschläge reissen auch das Ptyalin ganz oder theilweise nieder. Ueber dasselbe vgl. §. 48. Meistens enthält, wie Schönbein fand, schon der frische Speichel ein Salz der salpetrigen Säure (nachweisbar an der auf Zusatz verd. SO_4H_2 eintretenden Bläuung von Jodkaliumstärke); beim Stehen an der Luft nimmt der Gehalt hieran rasch zu.

Wir begegnen hier, bei der Physiologie der Mundsecrete, zum ersten Mal der Anlegung künstlicher Fisteln. Der zuweilen pathologisch eintretende Durchbruch eines Drüsensecretes nach aussen in Folge von Ulcerationen und Verwachsungen mit den äussern Bedeckungen hat die Physiologen zuerst auf dieses wichtige Hülfsmittel zur Untersuchung der Drüsensecrete hingelenkt. Nachdem schon vor längerer Zeit Blondlot mit der Anlegung von Magenfisteln vorangegangen, sind neuerdings Schwann, Bidder und Schmidt, Ludwig, Cl. Bernard u. A. mit der Bildung von Gallen-, Speichel- und Pankreasfisteln gefolgt. Die Anlegung einer Fistel kann im Allgemeinen einen dreifachen Zweck haben: 1) Untersuchung eines Drüsensecretes unvermischt mit andern Absonderungen, 2) Ableitung eines Drüsensecretes nach aussen, um die übrig bleibenden Absonderungen zu erforschen (wie z. B. den Mundschleim nach Ableitung der Speichelgänge), 3) Prüfung der Störungen, welche die Ausführung des Secretes in dem Haushalt des Organismus hervorruft. Zur Erreichung dieser Zwecke bedient man sich je nach Umständen permanenter oder transitorischer Fisteln. Da man bei dem Speichel in der Regel nur die Gewinnung eines unvermischten Secretes im Auge hat, so begnügt man sich hier meistens mit einer transitorischen Fistel (durch Isoliren des betreffenden Ausführungsganges und Einlegen einer Canüle) *).

§. 47. Absonderung des Speichels. Innervation der Speicheldrüsen.

Die Absonderung des Speichels geschieht, wie sich an Menschen und Thieren mit Speichelfisteln beobachten lässt, continuirlich; sie geht sogar während des Schlafes fort. Bedeutend verstärkt wird sie durch Reizung der Mundhöhlenschleimhaut, namentlich durch saure Geschmacksreize (reflectorischer Speichelfluss), sowie durch die Kaubewegungen (Miterregung der motorischen und secretorischen Nerven).

Wir haben in §. 45 bemerkt, dass jede der Speicheldrüsen cerebrale und sympathische Fasern empfängt. Nur bei der Unterkieferdrüse ist jedoch jener Einfluss der Innervation auf die Beschaffenheit des Secretes nachgewiesen, der uns nöthigte, zwei völlig von einander abweichende Absonderungen derselben Drüse, den Chordaspeichel und den Sympathicusspeichel, zu unterscheiden. Bei der Parotis bewirkt zwar Reizung des cerebralen Drüsennerven eine quantitativ vermehrte und, was hiermit gewöhnlich verknüpft ist, eine wasserreichere Absonderung; aber durch Reizung von Sympathicuszweigen konnte bis jetzt keine merkliche Wirkung auf diese Absonderung erzielt werden. Dagegen ist die Innervation der Submaxillaris abgesehen von jenem Einfluss auf die Beschaffenheit des Secretes namentlich beim Hunde noch mit einer Reihe interessanter Erscheinungen verknüpft. Zunächst

---

*) Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. 1852. Eckhard, Beitr. Bd. 2. Ludwig, Lehrb. der Physiologie. 2. Aufl. Bd. 2. Bernard, leçons sur la physiologie du système nerveux. 1858. W. Kühne, physiolog. Chemie, 1. Pflüger, in seinem Archiv Bd. 1.

wird die Menge des Secretes sowohl bei der Reizung der Chorda wie des Symphaticus vermehrt; aber während durch die Chordareizung die Drüse nur allmälig ermüdet und nach einiger Ruhe bei erneuter Einwirkung des Nervenreizes wieder zu secerniren beginnt, stockt bei der Sympathicusreizung sehr bald die Absonderung für immer, indem die Ausführungsgänge durch Schleimmassen verstopft werden. Mit der Stärke der Chordareizung nimmt die Menge des gelieferten Secretes zu, und dasselbe wird reicher an festen Bestandtheilen. In Folge lange fortgesetzter Reizung wird dagegen das Secret spärlicher und wasserreicher; auch der Sympathicusspeichel nimmt durch Ermüdung der Chordafasern an Menge und Concentration ab (Heidenhain). Mit der Wirkung auf die Secretion verbindet sich der Einfluss der Nerven auf die Blutgefässe der Drüse. Reizung des Sympathicus erzeugt Verengerung, Durchschneidung desselben Erweiterung der Blutgefässe. Reizt man Sympathicus und Chorda gleichzeitig, so erfolgt keine Veränderung des Gefässlumens. Reizt man dagegen die Chorda allein, so erweitern sich die Gefässe wie bei der Sympathicusdurchschneidung, und das Blut ergiesst sich zuweilen in pulsirendem Strom aus den Venen. Zugleich erfährt das Venenblut auffallende Veränderungen: bei der Sympathicusreizung wird es dunkel schwarzroth, bei der Chordareizung wird es heller, nähert sich in seinem Gasgehalt dem arteriellen Blute (Bernard). Zwischen diesen Veränderungen und der Art und Menge des Secretes bei Chorda- und Sympathicusreizung besteht jedoch kein unmittelbarer Zusammenhang. Die Secretionserscheinungen und die Blutveränderungen sind vielmehr neben einander herlaufende Vorgänge, die von derselben Ursache aber nicht von einander abhängen. Dies wird dadurch bewiesen, dass der Secretionsdruck in den Ausführungsgängen bei der Reizung des Nerven den Blutdruck beträchtlich übersteigen kann, und dass die Temperatur des abgesonderten Speichels die Wärme des zufliessenden Arterienblutes zu übertreffen pflegt (Ludwig). Injicirt man ferner in die Blutgefässe der Drüse gewisse Lösungen (von kohlensaurem Natron oder verdünnter Salzsäure), welche die Secretionsfähigkeit aufheben, und reizt man nun den Nerven, so treten am Blut und an den Gefässen dieselben Veränderungen ein wie vorher, zugleich ergiesst sich aber eine der Lymphe gleichende Flüssigkeit in die im §. 45 geschilderten Gewebsspalten, die Drüse wird in Folge dessen ödematös (Gianuzzi). Jede Secretionssteigerung durch Erregung der Drüsennerven ist endlich nach Heidenhain mit auffallenden Veränderungen der Drüsenzellen verbunden. Die Zellen der ausgeruhten Drüse sind grösser, durchsichtiger und reicher an Schleim; die Zellen der gereizten Drüse sind kleiner, körnig getrübt und reicher an Eiweiss (Fig. 25). Es scheint kaum glaublich, dass die letzteren aus einer Metamorphose der ersteren hervorgehen, vielmehr liegt die Vermuthung nahe, dass unter dem Einfluss der Nervenerregung massenhaft ältere Zellen zu Grunde gehen und neue sich bilden. Aus allen diesen Thatsachen dürfen wir wohl den Schluss ziehen, dass die Speichelabsonderurg nicht auf einer directen Filtration aus

dem Blute, sondern auf zusammengesetzteren Vorgängen beruht. Aus dem Blute tritt zunächst nur Flüssigkeit in die zwischen den Blutgefässen und Drüsenalveolen befindlichen Lymphräume. Aus dieser Flüssigkeit wird dann erst durch die Drüsenzellen das Secret bereitet, wobei die Zellen selbst theilweise untergehen, während neue nachsprossen. Die Verschiedenheit des Chordaspeichels vom Sympathicusspeichel erklärt sich nun vielleicht daraus, dass die Chordareizung gleichzeitig die Blutfiltration und die Thätigkeit der Drüsenzellen anregt, während die Sympathicusreizung zwar die letzteren ebenfalls in Function setzt, dagegen ihnen wegen der Verengerung der Gefässe nicht das erforderliche Material liefert, so dass die Drüsenzellen ihre eigene Substanz zersetzen.

Die Innervation der Speicheldrüsen ist von Ludwig an der Submaxillaris des Hundes entdeckt worden. Den Secretionsdruck maass dieser Forscher, indem er ein Manometer in den Ausführungsgang brachte; gleichzeitig bestimmte er durch ein Manometer in der Carotis den Blutdruck. Während in der Ruhe keine merkliche Absonderung erfolgte, hielt diese bei Reizung des Nerven einer Quecksilbersäule von 190 Millim. Höhe das Gleichgewicht; der Blutdruck in der Carotis war gleichzeitig nur 108,5 bis 112,3 Millim. Die bei Reizung des Drüsennerven zu erhaltende Quantität Speichel ist sehr beträchtlich. Ludwig und Becher sammelten 3 Stunden hindurch bei einem Hunde stündlich im Mittel 55,2 Grm., Kölliker und Müller erhielten eine stündliche Menge von 44,8 Grm. Die Temperatur des Speichels verglich Ludwig mit der Temperatur des Blutes, indem er feine Thermometer benützte, deren einer in einer Erweiterung der in den Ausführungsgang gelegten Canüle, ein anderer in der Carotis, ein dritter in der grössten Vene der Speicheldrüse sich befand; gleichzeitig wurde die Absonderungsgrösse gemessen. Die Temperatur des abgesonderten Speichels übertraf die Temperatur des Carotidenbluts bis zu 1,5° C. Während das Arterienblut in Folge der Absonderungsthätigkeit ungeändert blieb, wurde das Venenblut wärmer, und seine Temperatur konnte sogar die des abgesonderten Speichels übertreffen. Ludwig hatte in seinen Versuchen den Lingualis, aus welchem zunächst die cerebralen Fasern zur Submaxillardrüse kommen, am Winkel des Unterkiefers gereizt. Bernard zeigte, dass diese Fasern aus der Chorda tympani und durch letztere aus dem Facialis stammen, indem er die Chorda und den Facialis in der Schädelhöhle direct erregte. Ebenso ermittelte Bernard die Beziehung der Nerven zur Parotis. Reizung des Facialis nach seinem Austritt aus dem Foramen stylomastoideum hat hier gar keine Wirkung: die Zweige zu den Gesichtsmuskeln durchsetzen offenbar nur die Drüse. Dagegen wies B. nach, dass Reizung des Auriculotemporalis (Trigemini) die Secretion der Parotis verstärke; er und Schiff fanden, dass nach Exstirpation des Ohrknotens oder nach Durchschneidung des nerv. petrosus superfic. minor, ebenso nach Zerstörung des Facialis in der Schädelhöhle der Speichelfluss der Parotis auf Geschmacksreize aufhört. Man nahm daher an, die cerebralen Fasern zur Parotis, ebenso wie zur Submaxillardrüse, stammten aus dem Facialis. Dagegen leugnet neuerdings Eckhard den Erfolg der centralen Facialisdurchschneidung, während er bei Exstirpation des gangl. Glossopharyngei und bei Durchschneidung des nerv. tympanicus in der Paukenhöhle Aufhören der Parotidensecretion beobachtete; er leitet desshalb

die cerebralen Parotisnerven aus dem Glossopharyngeus ab. Da zwischen den Anatomen ebenfalls die Controverse existirt, ob der oberflächliche kleine Felsenbeinnerv aus dem Facialis oder, als Fortsetzung des nerv. tympanicus, aus dem Glossopharyngeus komme, so bleibt einstweilen die Frage eine offene. Eckhard hat auch bei Verletzung der Nervenkerne auf dem Boden der Rautengrube vermehrte Salivation beobachtet. Alle Versuche über die Innervation der Speicheldrüsen beziehen sich übrigens fast ausschliesslich auf den Hund; bei Pflanzenfressern sind die Wirkungen der Nervenreizung weit unbedeutender und unsicherer *).

Die auffallenden Verschiedenheiten der Chorda- und Sympathicuserregung hat man theils auf einen hemmenden Einfluss der letzteren (Czermak), theils auf eine verschiedene Absonderungswirkung der betreffenden Nervenfasern zurückgeführt: der Sympathicus soll vorwiegend Fasern führen, die auf die Schleimabsonderung, die Chorda solche, die auf die Flüssigkeitsabsonderung wirken (Schleimfasern und Absonderungsfasern, Heidenhain). Es scheint mir jedoch, dass wir, ohne zu so complicirten Erklärungsversuchen zu greifen, die geschilderten Verschiedenheiten in der oben angedeuteten Weise aus dem gleichzeitigen Einfluss auf die Blutgefässe ableiten können.

§. 48. Chemische Wirkung der Mundsecrete.

Die mechanische Wirkung, welche die Mundsecrete durch Einhüllen, Quellung und theilweise Lösung der im Wasser löslichen Nahrungsmittel ausüben, haben wir schon im §. 41 berührt. Ausserdem besitzen sie hauptsächlich eine chemische Wirkung: die Ueberführung der in der Nahrung enthaltenen Stärke und des Glykogens in Zucker. Beide wandeln sich dabei successiv in Dextrin, Dextrinogen und dann in dem Traubenzucker verwandte Zuckerarten, Amylum-Ptyalose und Glykogen-Ptyalose, um (O. Nasse, vgl. S. 62). Dieselbe Wirkung haben wässerige oder nach v. Wittich mit Glycerin bereitete Extracte der Speicheldrüsen. Der Fermentkörper, welcher diese Umwandlung hervorbringt, das Ptyalin, ist kein specifischer Bestandtheil der Mundsecrete; denn, abgesehen von den unten zu besprechenden Darmsecreten, enthalten fast alle Gewebe und Flüssigkeiten des Körpers theils schon im frischen Zustand Stärkeferment, theils bildet sich solches in ihnen sehr leicht in Folge unbekannter Zersetzungen. Das gelöste Ptyalin führt gekochte Stärke fast vollständig, wie es scheint sowohl die Granulose als einen Theil der Cellulose, in Zucker über; rohe Stärke wird viel langsamer gelöst, und es wird dabei wahrscheinlich nur die Granulose (das Amidon) umgewandelt. Man hat desshalb vermuthet, dass die Cellulose überhaupt, namentlich nach vorheriger Einwirkung der Kochhitze auf dieselbe, durch das Ptyalin verdaut werden könne. In der That liegen für die Pflanzenfresser entscheidende Beweise

---

*) Ludwig, Physiologie. 2. Aufl. Bd. 2. Bernard, physiologie du système nerveux, 1858. Eckhard, Beiträge Bd. 2—5. Heidenhain, Studien des Breslauer Instituts, 4.

für eine langsame Verdauung der Cellulose vor, da bei ihnen ein nicht unbeträchtlicher Theil derselben bei der Wanderung durch den Verdauungskanal verschwindet; beim Menschen ist die nämliche Thatsache constatirt worden (Weiske)*). Es ist aber nicht entschieden, inwieweit die Celluloseverdauung durch den Mundspeichel oder durch andere Verdauungssäfte (Bauchspeichel und Darmsaft) oder endlich durch Fermente bewirkt wird, die erst im Darmkanal sich bilden, ohne ursprüngliche Bestandtheile der Secrete zu sein. Auf solchen Fermenten beruht auch der Uebergang der Zuckerarten in Milchsäure und Buttersäure, Vorgänge, die regelmässig im Darmkanal der Thiere, die aber ähnlich auch in andern zersetzten Massen stattfinden, ohne Zweifel in Folge der Beimengung der gewöhnlichen organisirten Fermente.

Das Ptyalin ist ein N-haltiges Derivat des Eiweisses, welches alle charakteristischen Reactionen des letztern, namentlich auch die gelbe Färbung durch Salpetersäure, nicht zeigt. Dagegen wird das Ptyalin, ebenso wie andere Fermentkörper, durch starken Alkohol gefällt und durch andere Niederschläge, die in seiner Lösung entsteben, leicht mechanisch mit niedergerissen. Der letzteren Eigenschaft kann man sich zu seiner Darstellung bedienen (s. Pepsin S. 215). Auf die Leichtlöslichkeit des Zuckerferments in Glycerin hat zuerst v. Wittich aufmerksam gemacht und darauf seine Gewinnung aus den Speicheldrüsen und andern Organen gegründet. Das betreffende Gewebe wird zerschnitten, 24 Stunden in absol. Alkohol gelegt, dann aus dem letzteren nach der Trocknung an der Luft in Glycerin gebracht. Nach mehrtägigem Stehen wird das Glycerin abgegossen, daraus durch Alkohol das Ferment gefällt, in H_2O gelöst, durch momentanes Erhitzen auf 60° (welches das Ferment nicht zerstört) das noch beigemengte Albumin coagulirt und davon durch Filtriren getrennt. Dieselbe Methode (Fällung mit Alkohol, dann Glycerinbehandlung u. s. w.) habe ich gelegentlich mit gutem Erfolg angewandt, um aus dem Speichel das Ptyalin rein zu erhalten. v. Wittich hat durch die Glycerinextraction nicht nur aus allen Speicheldrüsen (auch aus solchen mit unwirksamem Secret), sondern ausserdem aus Leber, Magenschleimhaut, Lunge, Nieren, Gehirnsubstanz, dem Blute u. s. w. ein diastatisches Ferment gewonnen. Aehnliche Resultate erhielten Paschutin und Lépine mit dem wässerigen Infus verschiedener Gewebe. Möglicher Weise ist aber das so nachgewiesene Ferment nicht in dem lebenden Gewebe enthalten, sondern bildet sich erst durch postmortale Zersetzung. In der That hat schon Bernard gefunden, dass Fibrin unter Wasser aufbewahrt an dieses nach längerem Stehen, aber vor eintretender Fäulniss ein Zuckerferment abgibt, und dass in gekochtem Speichel nach längerer Zeit, in allerdings vermindertem Grade, die diastatische Wirkung sich wieder einstellt. Hieraus dürfte sich auch erklären, dass man so häufig das Secret von Speicheldrüsen unwirksam findet, die dann doch ein sehr wirksames Glycerinextract liefern **).

---

*) Henneberg und Stohmann, Beiträge zur Begründung einer rationellen Fütterung der Wiederkäuer, 1, 1860. Weiske, Zeitschrift für Biologie, Bd. 6.

**) Cohnheim, Virchow's Archiv Bd. 28. v. Wittich, Pflüger's Archiv Bd. 2 u. 3. Bernard, leçons de physiol. II. Lépine, Leipz. Sitzungsber. 1870. Paschutin, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1871. O. Nasse, a. a. O.

Die Nachweisung der Zuckerbildung durch das diastatische Ferment ist vermittelst der S. 62 angegebenen Zuckerproben (namentlich der Trommer'schen) leicht auszuführen. Schwieriger kann es sein zu bestimmen, ob noch Spuren von Stärke in einem Verdauungsgemisch enthalten sind, da die blaue Jodstärke durch fermentirenden Speichel entfärbt wird. Hier gibt die Durchsichtigkeit der Flüssigkeit und der mikroskopische Nachweis der Stärkekörner Aufschluss. Rohe Stärkekörner werden durch mehrtägige Speicheleinwirkung macerirt, indem die Celluloseschichten in Bruchstücke zerfallen und die Granulose allmälig sich auflöst. Auch dieses Verhalten spricht für eine Wirkung des Speichels auf Cellulose; ob dieselbe aber dem Ptyalin zukommt, steht dahin. Noch wenig verfolgt ist die Umwandlung des Rohr- und Milchzuckers innerhalb des Darmkanals, namentlich frägt sich, ob der letztere, ähnlich wie beim längeren Kochen mit verdünnter SO_4H_2, in eine besondere Glycoseart (s. g. Galactose) übergeht. Bei der Leichtigkeit, mit welcher sich der Milchzucker durch Gährung in Milchsäure umwandelt, und da sich immer Milchsäureferment (S. 100) im Darmkanal findet, ist es wahrscheinlich, dass der grösste Theil des Milchzuckers diese Gährung durchmacht. Der Rohrzucker wird, wie wir sehen werden, durch ein von der Darmschleimhaut gebildetes Secret in Glycose übergeführt (§. 53).

B. Verdauung im Magen.

§. 49. Structur der Magenschleimhaut.

Die Schleimhaut des Magens besteht aus dicht gedrängten schlauchförmigen Drüsen, deren Mündungen durch kleine zottenähnliche Vorsprünge der Schleimhaut von einander getrennt sind. Die Oberfläche der letzteren

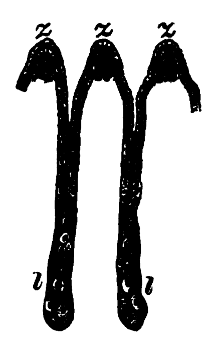


Fig. 27. Labdrüsen. In die Hauptzellen übergehendes Cylinderepithel (z), gegen den Grund der Drüse zahlreiche Labzellen (l).

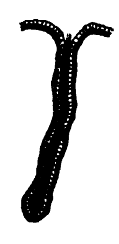


Fig. 28. Schleimdrüse aus der Pylorusgegend, bloss mit Hauptzellen ausgekleidet.

ist von Cylinderzellen bedeckt, die sich in die Magendrüsen hinein fortsetzen, dabei aber ihre cylindrische Form verlieren, indem sie in unregelmässig polygonale Zellen übergehen, die als eine zusammenhängende Epithelschichte die ganze Innenfläche des Drüsenschlauchs auskleiden. Zwischen diesen Hauptzellen (Heidenhain) finden sich namentlich gegen den Grund

der Drüse zerstreut meist grössere körnig getrübte Zellen von rundlicher Form, welche sich dicht an die Drüsenmembran anlegen: die Belegzellen (Labzellen). In der blasseren Schleimhaut der Pylorusgegend ändert sich die Drüsenformation; die Belegzellen in den Drüsenschläuchen verschwinden, und diese sind nur noch mit einem Epithel aus Hauptzellen überkleidet. Man pflegt die durch jene doppelte Zellenform ausgezeichneten Drüsen als Labdrüsen, die einfachere Formation der Pylorusgegend als Schleimdrüsen zu bezeichnen.

Seit Wasmann zuerst die Labdrüsen und die Schleimdrüsen des Magens unterscheiden lehrte, glaubte man, in den ersteren existirten nur Labzellen, bis in der neuesten Zeit ziemlich gleichzeitig Heidenhain und Rollet darauf aufmerksam machten, dass die Labdrüsen gleich den Schleimdrüsen bis zum Grunde von einer Fortsetzung des Cylinderepithels ausgekleidet seien, wobei R. besonders noch die Neigung dieser Epithelzellen mit einander zu verschmelzen hervorhob, die ihre Erkennung im frischen Zustand hindert, daher er sie auch als adelomorphe, die Beleg- oder Labzellen als delomorphe Zellen (von δῆλος sichtbar) bezeichnet. Durch Carmin oder Anilin werden die Belegzellen stärker gefärbt als die Hauptzellen, wahrscheinlich wegen ihres grösseren Eiweissgehaltes. Während der Verdauung nehmen nach Heidenhain's Beobachtungen Haupt- und Belegzellen zuerst an Volum zu und dann wieder ab, zugleich werden sie stärker körnig getrübt *).

§. 50. Secrete des Magens.

Die Magenschleimhaut und ihre Drüsen liefern zwei Secrete, von denen das eine, der Magenschleim, immerwährend in geringer Menge, das andere, der Magensaft, nur während der Verdauung oder bei Reizung der Magenschleimhaut, dann aber stets in grösserer Quantität abgesondert wird.

Der Magenschleim ist das Secretionsproduct der Schleimdrüsen und des Cylinderepithels; auch die Hauptzellen der Labdrüsen betheiligen sich wahrscheinlich nur an der Schleimsecretion. Er ist zäh, von neutraler oder schwach alkalischer Reaction, reich an Mucin und bedeckt theils als zusammenhängende Schichte die Schleimhaut, theils umhüllt er die unverdauten Stücke der Nahrung. Auf Eiweisskörper scheint er keine Wirkung zu äussern, dagegen ein diastatisches Ferment zu enthalten.

Der Magensaft ist das Secretionsproduct der Labdrüsen, und zwar wird er wahrscheinlich ausschliesslich von den Labzellen bereitet. Er ist eine klare, dünne Flüssigkeit ohne alle Formelemente, von 1,001 bis 1,010 spec. Gewicht und von stark saurer Reaction. Seine chemischen Bestandtheile sind: freie Salzsäure (beim Menschen 0,02, beim Hunde bis zu 0,3 proc.), Chlormetalle (darunter Chlorcalcium und Chlorammonium), Phosphate, Spuren von Pepton (wahrscheinlich als Product der Selbstver-

*) Heidenhain, Archiv f. mikr. Anat. Bd. 6. Ebstein, ebend. Rollet, Unters. aus dem physiol. Institut in Graz, 2.

dauung der Labzellen), endlich Pepsin (beim Menschen 0,3, beim Hunde bis zu 1,7 proc.), ein bis jetzt nur im Magensaft gefundenes Ferment, welches die Eigenschaft hat, bei Gegenwart freier Säure Eiweiss in Pepton überzuführen. Im unreinen, mit Verdauungsproducten gemischten Magensafte werden neben grösseren Mengen von Pepton auch Milchsäure, Butter- und Essigsäure sowie Spuren stickstoffhaltiger Zersetzungsproducte (Leucin und Tyrosin) gefunden.

Jede Reizung der Magenschleimhaut, namentlich jede mechanische Reizung, bewirkt Absonderung der Labdrüsen. Sobald daher Nahrungsmittel oder selbst unverdauliche Massen in den Magen gelangen, beginnt die Absonderung, indem sich gleichzeitig die Gefässe erweitern und ein hellrothes Blut aus den Venen abfliesst (Bernard). Von welchen sich zum Magen begebenden Nerven, ob vom Vagus, vom Sympathicus oder von beiden gleichzeitig, die Drüseninnervation abhängt, ist noch unbekannt, da sowohl Reizung wie Durchschneidung der Magennerven bis jetzt keine bestimmten Resultate ergaben.

Die Menge des Magensaftes, die im normalen Zustand secernirt wird, ist nicht sicher bekannt. Bidder und Schmidt fanden beim Hunde die täglich aus einer angelegten Fistel abfliessende Menge etwa gleich 100 Grammen auf 1 Kilogr. Körpergewicht; beim Menschen scheint die Absonderungsgrösse noch bedeutender zu sein.

Analysen des Magensafts nach C. Schmidt.

	Speichelfreier Magensaft vom Hunde	Speichelhaltiger Magensaft vom Hunde	Speichelhaltiger Magensaft vom Menschen
Wasser	973,062	971,171	994,610
Ferment	17,127	17,336	3,016
Salzsäure	3,050	2,337	0,217
Chlorkalium	1,125	1,073	0,570
Chlornatrium	2,507	3,147	1,345
Chlorcalcium	0,624	1,661	0,092
Chlorammonium	0,468	0,573	—
Phosphors. Kalk (mit phosphors. Magnesia und Eisen)	2,037	2,738	0,150
Gesammtmenge der festen Bestandtheile	26,938	28,829	5,390

Frühere Physiologen (Réaumur, Tiedemann und Gmelin) bedienten sich zur Gewinnung des Magensaftes sehr unvollkommener Methoden. Sie liessen Thiere an Fäden befestigte Schwämme verschlucken, durch deren Auspressen geringe Mengen von Magensaft erhalten wurden. Beobachtungen über eine Magenfistel beim Menschen sind schon von Helm in Wien (1803) mitgetheilt, und es ist dann zuerst von Beaumont ein solcher Fall zu eingehenderen Untersuchungen benützt worden. Später kam Blondlot auf den Gedanken bei Hunden Magenfisteln anzulegen, und mittelst dieser Methode wird jetzt gewöhnlich

der Magensaft erhalten. Man füttert die Thiere reichlich, so dass sich der Magen mit seiner grossen Curvatur hart an die Bauchdecken anlegt; dann wird im rechten Hypochondrium dicht unter der letzten falschen Rippe parallel der linea alba ein Einschnitt von etwa 1 Zoll Länge gemacht. Die Bauchmuskeln werden parallel ihrer Faserung durchschnitten und der Magen mittelst zweier durchgezogener Fäden gefasst; sodann wird der Magen gespalten und eine Canüle aus Silber oder Neusilber in ihn eingeführt, welche oben und unten in eine Platte ausgeht und unten verschliessbar ist. Der eine Faden wird an der Canüle befestigt; mit dem andern werden die Ränder der Bauchwunde gegen einander gezogen (Methode von Bernard). Um reinen Magensaft zu gewinnen, reizt man die Magenschleimhaut mechanisch (mit einer Feder, durch Einbringen harter Erbsen u. s. w.). Will man den Magensaft zugleich speichelfrei haben, so unterbindet man die Speichelgänge. In neuerer Zeit haben Bidder, Schmidt und Grünwaldt noch bei einer Frau mit zufällig erworbener Magenfistel Untersuchungen über den menschlichen Magensaft angestellt.

Wenn man die Bestimmungen der täglich vom Hunde abgesonderten Quantität Magensaft (100 Gr. auf 1 Kilogr. Körpergewicht) zu Grunde legt, so würde der Mensch bei einem mittleren Körpergewicht von 65 Kilogr. täglich 6,5 Kilogr. Magensaft absondern. Nach den unter Schmidt's Leitung ausgeführten directen Bestimmungen ist jedoch die Absonderungsgrösse beim Menschen bedeutender (fast $^1/_4$ des Körpergewichts in 24 Stunden). Wahrscheinlich hängt dies mit der verdünnten Beschaffenheit des menschlichen Magensaftes zusammen.

Als freie Säure des Magensafts vermuthete Prout zuerst Salzsäure. Lehmann wies dann ziemlich beträchtliche, übrigens wechselnde Quantitäten Milchsäure (0,5—0,9 proc.) im Magensaft des Hundes nach. Er nahm desshalb an, dass nur die Milchsäure im Magensaft vorkomme, und dass freie Salzsäure erst beim Abdampfen entstehe, indem die Milchsäure einzelne Chlorsalze zersetze. Durch Schmidt wurde jedoch unzweifelhaft dargethan, dass Salzsäure als freie Säure im Magensaft vorhanden ist. Er fand nämlich erstens, dass der Magensaft mehr Chlor enthält, als der Menge von Basen in demselben entspricht, und zweitens, dass diejenige Quantität Alkali, die zum Neutralisiren der freien Säure erfordert wird, in vielen Fällen (namentlich im reinen Magensaft der Fleischfresser) jene überschüssige Chlormenge genau deckt. Nach Maly entwickelt die Magenschleimhaut nur dann aus Zucker Milchsäure, wenn sich zugleich Bakterien bilden, also Fäulniss vorhanden ist. Da diese im normalen Magensaft nicht angenommen werden kann, so ist ohne Zweifel die HCl die einzige Säure desselben, und die letztere muss nothwendig aus einer Dissociation der Chloride hervorgehen.

Zur Darstellung des Pepsins in reinem Zustand verfährt man nach Brücke in folgender Weise. Man löst die abpräparirte und fein zerkleinerte Magenschleimhaut bei 35° C. in verdünnter $PΘ_4H_3$ auf. Die Lösung wird von dem Rückstand abfiltrirt und mit Kalkwasser im Ueberschuss versetzt. Es entsteht so eine Fällung von $P_2Θ_8Ca_3$, von welcher das Pepsin mechanisch niedergerissen wird. Der auf dem Filter gesammelte Niederschlag wird nun in verdünnter Salzsäure gelöst, und die so erhaltene Flüssigkeit wird mit einer gesättigten Lösung von Cholesterin in 4 Th. Alkohol und 1 Th. Aether versetzt und geschüttelt. Das feuchte Cholesterin, dem wieder das Pepsin anhaftet, wird auf einem Filter gesammelt und so lange mit Wasser, verdünnter Essigsäure und nochmals mit Wasser ausgewaschen, bis das Filtrat weder durch Silberlösung

getrübt wird noch sauer reagirt. Das Cholesterin wird in reinem Aether gelöst und der Aether von der unter ihm stehenden, das Pepsin enthaltenden Schichte abgezogen. Die letztere wird so lange mit Aether behandelt, bis dieser beim Verdampfen keine Cholesterinkrystalle mehr absetzt. Die zurückbleibende wasserklare Flüssigkeit ist eine reine Pepsinlösung. Auch durch Dialyse des Magensafts (da von allen Bestandtheilen des letzteren bloss das Pepsin nicht diffundirbar ist) sowie nach v. Wittich's Methode (S. 211) durch Extraction der Schleimhaut mit Glycerin lässt sich das Ferment gewinnen. Das reine Pepsin wird durch alle Fällungsmittel des Eiweisses, namentlich auch durch Alkohol nicht niedergeschlagen und durch NO_3H nicht gelb gefärbt; es wird nur noch gefällt durch neutrales und basisch essigsaures Blei und durch $PtCl_4$. Von andern Fermenten unterscheidet es sich durch die Eigenschaft, eine Fibrinflocke nach Zusatz von wenig HCl bei gelinder Erwärmung in wenig Minuten zu lösen (Pepsinprobe).

Seit Wasmann zuerst fand, dass die Schleimhaut der portio pylorica nicht verdaue, hielt man die Labzellen für die Ursprungsstätten sowohl des Pepsins wie der HCl. Dagegen wurde Heidenhain durch den Nachweis der Cylinderzellen auch in den Labdrüsen auf die Vermuthung geführt, es möchten wohl die Labzellen nur die Säure, die Hauptzellen dagegen das Pepsin bereiten. Diese Vermuthung, die sich auf die Beobachtung stützte, dass die Labzellen nicht, wohl aber die Hauptzellen durch HCl gelöst werden, schien sich in den Versuchen von Ebstein, Brunn und Grützner zu bestätigen, indem diese Beobachter die Schleimhaut der portio pylorica ebenso wirksam fanden wie die übrige Magenschleimhaut, wenn sie zuvor mit Säure versetzt war. Letztere Angabe konnte aber von Friedinger, Wolffhügel und v. Wittich nicht bestätigt werden, wie ihr auch die früheren Versuche von Wasmann, Schiff u. A. widerstreiten. War die portio pylorica hinreichend lange mit destillirtem Wasser ausgewaschen, so zeigte sie keine Spur einer Pepsinwirkung mehr, ebenso wenig zeigt dieselbe das Glycerinextract. Dem entspricht auch, dass bei manchen Thieren (Frosch, Triton) die Magendrüsen nur Labzellen, keine s. g. Hauptzellen enthalten. Somit ist wohl nicht zu zweifeln, dass die Labzelle als der eigentliche Secretionsapparat des Magensaftes betrachtet werden muss, während man von Heidenhain's Hauptzellen wegen ihrer Verwandtschaft mit dem Cylinderepithel und wegen ihres nachweisbaren Mucingehaltes vermuthen darf, dass sie sich an der fortwährend im Magen stattfindenden Schleimsecretion betheiligen*).

§. 51. Chemische Wirkung der Magensecrete.

Der Magenschleim besitzt, gleich dem Extract der Magenschleimhaut, eine sehr schwache diastatische Wirkung auf Stärke (Hoppe), und er wandelt Rohrzucker in Traubenzucker um; ein weiterer Einfluss desselben auf die Nahrungsstoffe ist nicht beobachtet.

*) Beaumont, exper. and observations on the gastric juice, 1834. Blondlot, traité de la digestion, 1843. Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte, 1852. C. Schmidt, Ann. der Chemie u. Pharm., Bd. 92. E. Brücke, Wiener Sitzungsber. Bd. 37. Schiff, traité de la digestion, II. Friedinger, Wiener Sitzungsber. Bd. 64. Ebstein, Brunn u. Grützner, Pflüger's Archiv Bd. 3, 6 u. 8. Wolffhügel, ebend. Bd. 7. v. Wittich, ebend. Bd. 5 u. 8.

Der Magensaft ist das wichtigste Secret der Eiweissverdauung, indem er alle Formen des genuinen Eiweisses in Peptone überführt. Diese Wirkung verdankt das Secret seinem gleichzeitigen Gehalt an Pepsin und an freier Säure. Weder der eine noch der andere dieser Bestandtheile kann für sich Peptone in nennenswerther Menge erzeugen. Setzt man Pepsin allein zu eiweisshaltigen Gemischen, so tritt sehr bald Fäulniss ein, wobei, neben geringen Spuren von Pepton, die gewöhnlichen Fäulnissproducte aus dem Eiweiss hervorgehen; behandelt man aber Eiweiss mit blosser Säure, so entsteht ausschliesslich das gewöhnliche Umwandlungsproduct des Eiweisses durch freie Säure, Acidalbumin oder Syntonin (S. 49). Die Peptonbildung geht nur zwischen gewissen Grenzen der Temperatur vor sich (+ 13 und + 58° C.). Diesseits der untern Grenze erfolgt noch langsame Syntoninbildung, aber keine Ueberführung in Pepton, jenseits der oberen wird das Eiweiss sehr rasch zu Syntonin gelöst, aber das Pepsin wird zerstört. Die combinirte Wirkung des Pepsins und der Säure erfolgt am schnellsten bei einer Temperatur von 35—45° C. Jede Säure kann mit Pepsin als Verdauungsmittel dienen, aber die Wirksamkeit der einzelnen Säuren ist eine sehr verschiedene: obenan steht die Salzsäure, ihr zunächst die Milchsäure, unwirksamer zeigen sich Phosphorsäure, Essigsäure, Schwefelsäure u. s. w. Ein bestimmter Gehalt der Verdauungsflüssigkeit an Säure und an Pepsin bewirkt am schnellsten die Verwandlung in Pepton, diese geschieht langsamer nicht nur, wenn man Säure und Pepsin in geringerer, sondern auch wenn man sie in grösserer Menge zur Anwendung bringt. Doch verhalten sich die einzelnen Eiweissköper hierin verschieden; frisches Blutfibrin verlangt z. B. nach Brücke 0,8 bis 1, coagulirtes Albumin 1,2 bis 1,6 Theile Säure auf 1000 Theile Verdauungsflüssigkeit. Vom Pepsin genügen sehr kleine, bis jetzt nicht näher bestimmte Quantitäten. Anhäufung von Pepton in der Verdauungsflüssigkeit hindert die weitere Umwandlung. Zusatz von Säure oder, wenn die ursprüngliche Pepsinmenge sehr gering war, von Pepsin kann in diesem Fall die Verdauung wieder in Gang bringen.

Am schnellsten unter den festen Albuminkörpern löst sich das spontan geronnene Fibrin; etwas länger braucht der geschlagene Faserstoff und das durch Neutralisiren gefällte Caseïn. Gelöstes Caseïn wird immer zuerst gefällt und dann verdaut. Am längsten widersteht der Verdauungswirkung das durch Siedhitze geronnene Albumin. Von den gelösten Eiweisskörpern wird das Syntonin unmittelbar und sehr rasch in Pepton übergeführt. Dagegen sind die eigentlichen Albumine (Ei- und Serumeiweiss) wegen ihrer colloïden Beschaffenheit schwerer verdaulich. Diese Körper bilden nämlich grosse Tropfen, die von ihrer Oberfläche aus langsam durch den Magensaft zur Gerinnung gebracht und dann gelöst werden. Alle diese Eiweisskörper mit Ausnahme des Syntonins selbst werden durch den Magensaft zunächst in Syntonin (Acidalbumin) übergeführt, aus welchem dann durch weitere Einwirkung das Pepton hervorgeht. Neben den eigentlichen Albuminkörpern wird auch der Leim (und langsamer die leimgebende Substanz) durch den

Magensaft gelöst. Dabei verliert derselbe seine Eigenschaft zu gelatiniren, ohne sonst sein chemisches Verhalten zu ändern.

In ihrer proc. Zusammensetzung scheinen sich die Peptone von den genuinen Eiweisskörpern wenig oder gar nicht zu unterscheiden; nur den Salzgehalt derselben hat man erheblich kleiner gefunden, und nach einigen Beobachtern sind sie etwas ärmer an Kohlenstoff und reicher an Wasser, so dass man darnach ihr Hervorgehen aus den genuinen Eiweisskörpern als eine unter Wasseraustritt erfolgende Spaltung aufgefasst hat. Die Lösungen der Peptone gerinnen in der Siedhitze nicht, sie werden durch die meisten Metallsalze, welche Eiweisslösungen leicht fällen, selbst durch Alaun und Silbersalpeter, nicht niedergeschlagen; Alkohol fällt sie nur theilweise. Im Gegensatz zu den gelösten Albuminstoffen, die sehr schwer thierische Membranen durchdringen, besitzen sie ein bedeutendes Filtrations- und Diffusionsvermögen, und ihre concentrirten Lösungen sind in hohem Grad hygroskopisch. Neben den Peptonen treten in der Verdauungsflüssigkeit des Magens Spuren flüchtiger Fettsäuren sowie Amidverbindungen, namentlich Leucin und Tyrosin, auf; letztere sind wahrscheinlich weitere Spaltungsproducte der Peptone. Es gibt mehrere chemische Einwirkungen auf das Eiweiss, bei denen wie bei der Magenverdauung Peptone gebildet werden: so namentlich Erhitzen mit Wasser in verschlossenen Röhren bei 130—150°, lange dauerndes Kochen (Meissner), Behandeln mit starken Säuren (Hoppe). Auch bei der Fäulniss, beim Zusammenschmelzen von Eiweiss mit KHΘ entstehen immer Spuren von Pepton. Bei allen diesen Processen ist aber die Menge des gebildeten Peptons eine verhältnissmässig geringe, während jene einfacheren Spaltungsproducte in ungleich grösserer Menge auftreten; dies gilt sogar noch von der unten zu besprechenden Eiweissverdauung durch den pankreatischen Saft, welche neben der Magenverdauung die ergiebigste Quelle der Peptonbildung ist. Die Bedeutung der Pepsinwirkung liegt daher wahrscheinlich darin, dass sie den geringsten Verlust an Pepton herbeiführt.

Eigenschaften der Peptone. Mit dem Plural „Peptone“ hat Lehmann die Verdauungsproducte des Magens bezeichnet, weil man vom Anfang an mehrere Körper unter denselben vermuthete. Nichts desto weniger ist es bis jetzt nicht gelungen hinreichend sichere Unterscheidungsmerkmale für solche aufzufinden. Die einzigen Thatsachen, welche darauf hindeuten, dass die Peptone ein Gemenge von Körpern darstellen, sind folgende: ein Theil des Peptons ist in kochendem Alkohol löslich (Alkophyr nach Brücke), ein anderer ist darin unlöslich (Hydrophyr); die letztere Substanz wird gleich den Eiweisskörpern durch $SΘ_4H_2$ und Zucker roth gefärbt, die erstere nicht. Ferner findet sich in den Verdauungsgemischen häufig eine Substanz, welche dem genuinen Eiweiss noch darin gleicht, dass sie durch $NΘ_3H$ und durch Blutlaugensalz aus saurer Lösung gefällt wird, im übrigen die Reactionen des Peptons zeigt (Meissner's a-Pepton), eine andere Substanz wird zwar nicht durch $NΘ_3H$, wohl aber durch Blutlaugensalz gefällt (b-Pepton); filtrirt man von diesen Niederschlägen ab, so bleibt dann

ein Körper mit den allgemeinen Eigenschaften des Peptons in Lösung (c-Pepton). Alle Peptone stimmen schliesslich in folgenden positiven Reactionen überein: sie werden gefällt durch Gerbsäure, Quecksilberchlorid, Platinchlorid, durch neutrales und basisch essigsaures Bleioxyd, ferner durch Metawolframsäure, Phosphormolybdänsäure und in saurer Lösung durch Jodquecksilberkalium; sie färben sich beim Erhitzen mit NΘ₃H gelb, mit Millon'schem Reagens roth und mit wenig Kupfervitriol bei überschüssigem Alkali purpurfarben, während genuine Eiweisskörper damit eine mehr violette Lösung bilden. Elementaranalysen des Peptons sind mehrfach ausgeführt worden. Nach Möhlenfeld und Kistiakowsky sollen sie ärmer an Θ und reicher an H und Θ sein als das genuine Eiweiss, was darauf hindeuten würde, dass sie aus dem Eiweiss durch eine unter Kohlensäureausscheidung und Wasseraufnahme erfolgende Spaltung hervorgingen. Geringere Unterschiede in der nämlichen Richtung fand Kossel. Dagegen haben die älteren Analysen von Thiry sowie die neueren von Maly und Adamkiewicz einen merklichen Unterschied in der Elementarzusammensetzung von der des genuinen Eiweisses überhaupt nicht ergeben. Wohl aber fand Adamkiewicz bei trockenem Pepton nur einen Aschengehalt von 1,167proc., während die verschiedenen Albuminkörper zwischen 2,17 und 9,6 proc. Asche enthalten.

Ausser den eigentlichen Peptonen treten, namentlich vor nicht ganz beendeter Verdauung, in dem Verdauungsgemisch eiweissartige Körper auf, welche Meissner als Nebenproducte des Peptons betrachtete. Er hat dieselben als Parapepton, Metapepton und Dyspepton bezeichnet. Das Parapepton wird durch Neutralisiren der sauren Verdauungsflüssigkeit gefällt; es ist wahrscheinlich, wie Brücke zuerst hervorhob, mit dem Syntonin identisch, das als regelmässiges Uebergangsproduct in Pepton zu betrachten ist. Doch soll es sich nach Meissner und Schiff theils dadurch von dem Syntonin unterscheiden, dass es durch Alkohol nicht, wohl aber durch Alkohol-Aether gefällt wird, theils dadurch, dass es niemals wie das Syntonin in Pepton, sondern höchstens in Dyspepton übergeht. Nach Brücke verschwindet, wenn die Verdauung lange genug fortgesetzt wird, schliesslich alles Parapepton, was ich für das Fibrin bestätigen kann. Bei der Verdauung anderer Eiweissstoffe bleiben zwar eiweissähnliche Körper neben dem Pepton übrig, diese haben aber andere Eigenschaften als das Parapepton, und sie sind, wie wir beim Dyspepton sehen werden, wahrscheinlich nicht aus dem Parapepton hervorgegangen, sondern ursprünglich in den zur Verdauung benützten Albuminsubstanzen enthalten. Das Metapepton wird erhalten, wenn man nach dem Ausfällen des Parapeptons die Flüssigkeit wieder ansäuert; es ist wahrscheinlich nur ein Theil des unvollständig ausgefällten Syntonins. Dass dieser Körper bei fortgesetzter Verdauung verschwinde, hat auch Meissner zugegeben. Als Dyspepton endlich hat M. den ungelöst bleibenden Rest bezeichnet, welcher nach vollendeter Verdauung mancher Eiweissstoffe, namentlich des natürlichen Caseïns, zurückbleibt. Nach den Untersuchungen von Hoppe und Lubavin ist dieses Dyspepton entweder eine Verbindung oder ein Gemenge einer eiweissähnlichen Substanz mit einem P-haltigen Körper, welcher die charakteristischen Reactionen des Eiweisses nicht zeigt, in ätzenden und kohlensauren Alkalien sich löst, in Säuren und Alkohol aber unlöslich ist. Vermuthlich wird dieser den Lecithinen verwandte Körper bei der Fällung des Caseïns mechanisch mit niedergerissen. So ist überhaupt bei der Beurtheilung der Verdauungsproducte zu beachten, dass die s. g. genuinen

Eiweissstoffe wahrscheinlich keine reinen Substanzen, sondern Gemenge von Körpern sind *).

Künstliche Magenverdauung. Zur Darstellung der Peptone bedient man sich seit den Versuchen von Eberle in der Regel eines Brütofens, in welchem natürlicher oder künstlicher (durch Digestion von Magenschleimhaut mit verdünnter Säure bereiteter) Magensaft bei constant erhaltener höherer Temperatur (30—45° C.) mit Eiweisskörpern in Berührung gebracht wird. Solche Versuche sind vorzugsweise geeignet, um den Einfluss der verschiedenen Bedingungen auf die Peptonerzeugung zu ermitteln. In dieser Beziehung sind namentlich von Brücke, Meissner und Schiff Beobachtungen ausgeführt worden. Nach Brücke ist noch $^1/_{60,000}$ Pepsin genügend, um, wenn nur die zureichende Quantität freier Säure beigegeben wird, grosse Mengen von Eiweiss in Pepton überzuführen. Die Lösungsgeschwindigkeit steigt aber mit dem Pepsingehalt bis zu einer gewissen Grenze. Der stark saure Magensaft des Fleischfressers löst im Allgemeinen die Eiweisskörper weit rascher als der verdünnte Saft des Menschen und Pflanzenfressers. Doch wird nach Wawrinsky bei geringerem Säuregrad das gekochte, bei höherem das rohe Eiweiss leichter verdaut. Ebenso soll nach Knop Coopmans für die pflanzlichen Eiweisskörper, besonders den Kleber, ein geringerer Säuregehalt günstiger sein. Die Veränderungen des Leims durch den Magensaft sind ganz dieselben, wie sie auch durch verdünnte Salzsäure allein stattfinden, nur geschehen sie rascher (Im Thurn, Meissner). Bei der Digestion des Chondrins tritt (wie bei der Behandlung mit Säuren) eine linkseitig drehende Zuckerart auf (J. de Bary) **).

Theorie der Peptonbildung und der Magenverdauung. Zur Erklärung der Wirkungen des Pepsins in saurer Lösung hat C. Schmidt die Hypothese aufgestellt, dieses Ferment bilde mit der freien Salzsäure eine Verbindung, Chlorpepsinwasserstoffsäure, welcher die Fähigkeit zukomme, Eiweiss zunächst zu Acidalbumin aufzulösen und dann durch Spaltung in Pepton überzuführen. Zu Gunsten dieser Ansicht spricht, dass, wie Meissner bemerkt hat, ein Ueberschuss von Pepsin der Bildung von Syntonin hinderlich ist, was erklärlich wird, wenn das Pepsin die HCl bindet. Selbstverständlich muss man übrigens voraussetzen, dass das Pepsin auch mit andern Säuren ähnliche Verbindungen bilden könne. Näher kann man sich die Wirkung der Chlorpepsinwasserstoffsäure entweder so vorstellen, dass das Pepsin vorübergehend HCl binde,

---

*) Lehmann, physiol. Chemie, 3. Kühne, physiol. Chemie, 1. Meissner, Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 7, 8, 10, 12 u. 14. Brücke, Wiener Sitzungsber., Bd. 37, 43 u. 61. Lubavin, Hoppe's med.-chem. Unters., 4. Möhlenfeld, Pflügers Archiv Bd. 5. Kistiakowsky, Maly ebend. Bd. 9. Kossel, ebenda Bd. 13. Adamkiewicz, die Natur und der Nährwerth des Peptons, 1877.

**) Eberle, Physiol. der Verdauung, 1834. Wasmann, de digestione, 1839. Schiff, a. a. O. Knop Coopmans, Moleschott's Unters. Bd. 2. J. de Bary, Hoppe's Untersuchungen, 1. Meissner, Zeitschrift für rationelle Med. Bd. 14. Im Thurn, Moleschott's Untersuch. Bd. 5. Wawrinsky, upsala förhandl. VIII.

um dieselbe wieder an das Eiweiss abzugeben; in diesem Fall werden minimale Quantitäten von Pepsin genügen, um unbegrenzte Mengen von Pepton zu bilden (Brücke); oder man kann annehmen, die ganze Verbindung Pepsin-HCl werde bei der Peptonerzeugung verbraucht, dann muss natürlich das Pepsin ebenso wie die HCl bei der Verdauung verschwinden (Meissner, Schiff). Als eine dritte Ansicht bleibt ausserdem noch diejenige, welche annimmt, dass HCl und Pepsin keine Verbindung mit einander eingehen, indem jedem eine von dem andern unabhängige Rolle bei der Verdauung zukomme. So nimmt Adamkiewicz an, dass die HCl dem Eiweiss seine Salze entziehe, während das Pepsin das Moleculargefüge desselben lockere und es dadurch in eine leicht diffundirende Modification überführe. Uebrigens ist die Herkunft des Pepsins und der freien Säure noch dunkel. Nach Schiff's Beobachtungen ist die Wirksamkeit des Magensaftes mit den Bedingungen der Nahrungsaufnahme variabel. Der im nüchternen Zustand secernirte Magensaft soll nämlich in sehr geringem Grade die Fähigkeit der Peptonbildung besitzen; diese soll aber nach der Nahrungsaufnahme allmälig zunehmen. Als den hierbei wirksamen Körper sieht Sch. das Dextrin an, da er bei Injection von Dextrin in die Venen ebenfalls eine Steigerung der verdauenden Kraft beobachtete. Schiff hält daher das Pepsin für einen N-freien, dem Dextrin verwandten Körper. Neuerdings haben Brunn und Ebstein die ganze Grundlage dieser Hypothese bestritten. Sie fanden den Magensaft von Hunden in allen Verdauungsstadien von ungefähr gleicher Wirksamkeit. Ebenso fand Unge die Angaben von Schiff nicht bestätigt.

Ueber die Bedeutung der Peptone für die Ernährung stehen sich noch sehr widersprechende Anschauungen gegenüber. Nach der einen, welche auf das Vorkommen der grossen Massen genuinen Eiweisses in den Chylusgefässen während der Verdauung sich stützt, sollen sie Zersetzungsproducte des Eiweisses sein, welche selbst für die Ernährung keine Bedeutung besitzen; nur dem direct resorbirten Eiweiss und Parapepton (Syntonin) soll eine solche zukommen (Brücke). Nach einer zweiten sollen sie Spaltungsproducte des Eiweisses sein, welche nach der Resorption das bei der Spaltung aufgenommene Wasser wieder abgeben und sich so in genuines Eiweiss zurückverwandeln (Hermann). Nach einer dritten sind sie nur in ihrem Salzgehalt und in ihrer Molecularstructur von dem Eiweiss verschieden und können sich darum ohne erhebliche chemische Veränderung nach der Resorption in genuines Eiweiss zurückverwandeln (Maly, Adamkiewicz). Dass nun die Peptone nicht bloss werthlose Abfallsproducte der Eiweissernährung sind, haben Plósz und Maly direct zu erweisen gesucht, indem sie feststellten, dass bei der Ernährung das Eiweiss durch die Darreichung von Pepton ersetzt werden kann. Hiemit stimmen auch die Ergebnisse von Adamkiewicz überein, welcher überdies dem Einwand, dass die Peptone hierbei nur durch eine Eiweissersparung wirksam sind, dadurch zu begegnen suchte, dass er den Phosphorgehalt des zugeführten Peptons und den der Excrete mit einander verglich. Hätte die Peptonfütterung bloss die Wirkung, dass sie eine Ersparung des Eiweissumsatzes herbeiführte, so müsste offenbar eine Steigerung der N- und P-Ausscheidung im Harn entstehen, welche dem N- und P-Gehalt der zugeführten Peptone entspricht. Letzteres ist aber durchaus nicht der Fall. Immerhin bleibt nun noch zwischen der zweiten und dritten der oben aufgestellten Ansichten zu entscheiden. Die bisherigen Erfahrungen sprechen für die letztere, da die Mehrzahl der Beobachter eine

merkliche Differenz in der Zusammensetzung der Peptone und der genuinen Eiweisskörper nicht auffinden konnte *).

Der Magenchymus. Die breiähnliche in den verschiedenen Stadien der Quellung, Lösung und Maceration befindliche Speisemasse, welche den Inhalt des Magens bildet, nennt man den Magenchymus. Bei der Untersuchung desselben findet man die Cellulosemembranen, das Chlorophyll, die elastischen Fasern und Epithelien unverändert. Bindegewebe ist zum Theil gelöst, zum Theil aufgequollen. Sehr häufig finden sich noch unveränderte Stärkekörner. Die Umwandlung von Stärke in Traubenzucker wird aber durch den verschluckten Speichel auch noch im Magen fortgesetzt. Geronnenes Eiweiss und Fibrin sind, wenn sie fein zertheilt waren, meist vollkommen gelöst. Von grösseren Stücken gehen Theile noch ungelöst in den Darm über. Milch gerinnt, wenn sie in den Magen kommt, sogleich, und der entstandene Käseklumpen wird dann langsam durch den Magensaft aufgelöst. Von den Muskelbündeln des Fleisches sind einzelne noch unverändert, andere theils in Längsfasern, theils in Querscheiben zerspalten, noch andere aufgequollen und feinkörnig zerfallen, sichtlich eben in den gelösten Zustand übergehend. Das Fett der verschiedenen Nahrungsmittel fliesst in einzelne Tropfen zusammen und ist so mit dem Speisebrei gemischt.

Die Zeit des Aufenthalts der Speisen im Magen ist je nach Menge und Beschaffenheit derselben eine verschiedene. Bei Menschen oder Thieren, die mit Fisteln des Zwölffingerdarms behaftet sind, beobachtet man, dass der Austritt kleiner Speisetheile schon sehr kurze Zeit (10 bis 20 Minuten) nach geschehener Nahrungsaufnahme beginnt. Er wiederholt sich dann periodisch und fördert allmälig immer grössere Speisemassen in den Darm. Die Entleerung des Magens ist so nach einer reichlicheren Mahlzeit in der Regel in 4 bis 5 Stunden vollendet **).

Zuweilen tritt die in den Anfang des Dünndarms ergossene Galle durch den Pylorus in den Magen. Solche Beimengung von Galle hemmt, wie man sich auch in künstlichen Verdauungsversuchen überzeugen kann, beträchtlich die Peptonbildung. Seinen Hauptgrund hat dies wahrscheinlich theils darin, dass die Gallensäuren und der Gallenschleim durch den sauren Magensaft gefällt werden, wobei das Pepsin mechanisch mit niedergerissen wird, theils darin, dass die gallensauren Salze in Peptonlösungen einen Niederschlag erzeugen, der sich jedoch im Ueberschuss des Fällungsmittels wieder auflöst ***).

Neben den Nahrungsmassen enthält der Magenchymus stets einige Gase, nämlich Kohlensäure, Stickstoff und Sauerstoff. Die beiden letzteren stammen ohne Zweifel aus der atmosphärischen Luft und werden mit den Speisen verschluckt. Der Sauerstoff scheint dann von den Blutgefässen der Magenwände aufgenommen und dafür Kohlensäure ausgeschieden zu werden, daher die letztere gegen den Sauerstoff überwiegt. So ermittelte Planer in 100 Volumtheilen

---

*) Schiff, Arch. der Heilkunde, Bd. 2 und traité de la digest. II. Brunn und Ebstein a. a. O. Unge, Upsala förhandl. VIII. Plósz, Pflüger's Archiv Bd. 9 u. 10. Maly, ebend. Bd. 9. Adamkiewicz a. a. O.

**) Beaumont, Bidder und Schmidt a. a. O.

***) Burkhart, Pflüger's Archiv, Bd. 1 u. 2. Schiff ebend. Bd. 3. Hamarsten ebend. Bd. 3. Moleschott, Untersuch. zur Naturlehre des Menschen, XI.

25,20 CO_2, 68,68 N und 6,12 O. Es findet hiernach eine Art Respirationsprocess innerhalb des Magens statt. Diese Magenathmung, die bei den höheren Thieren sehr unbedeutend ist, ersetzt bei dem Schlammpeizger (Cobitis fossilis) die Kiemen- oder Lungenathmung (Baumert). Durch Zersetzung der Nahrungsmittel, wie im Darm, bilden sich im Magen keine Gase, da die sauere Beschaffenheit des Chymus eine mit Gasentwicklung verbundene Zersetzung verhindert *).

C. Verdaunng im Darm.

§. 52. Structur der secernirenden Organe des Darms.

Die ganze innere Oberfläche des Darmcanals ist von einem Cylinderepithel überzogen, dessen Zellen theils durch die Ausscheidungen, die sie liefern, theils durch ihren eigenen Zerfall an der Bildung der Darmsecrete sich betheiligen. Die Grundform dieser Zellen ist die cylindrische oder kegelförmige mit gegen das Darmlumen gerichteter Basis. Im unversehrten Zustand besitzen sie meist einen breiten Saum an ihrer freien Oberfläche, der in der Regel eine gestreifte Beschaffenheit zeigt, zuweilen auch, ähnlich dem Saum einer Flimmerzelle, in Stäbchen zerfallen ist (s. unten Fig. 31 u. 32, §. 57). Unter den gewöhnlichen Cylinderzellen findet man nicht selten becher- oder glockenförmige Gebilde (Becherzellen), deren offene Mündungen gegen die Darmhöhle gekehrt sind (Fig. 32 b), und über die noch gestritten wird, ob sie als Formelemente eigener Art oder als metamorphosirte Cylinderzellen zu betrachten seien.

Die verbreitetste Drüsenform des Darmcanals bilden die im Dünn- und Dickdarm dicht gedrängten schlauchförmigen oder Lieberkühn'schen Drüsen. Auf den Zwölffingerdarm beschränkt sind traubenförmige Schleimdrüsen, die sogenannten Brunner'schen Drüsen. Ausserdem ergiessen zwei grössere mit dem Verdauungscanal verbundene Drüsen ihr Secret in den Anfang des Dünndarms, die Bauchspeicheldrüse und die Leber.

Die Schlauchdrüsen münden im Dünndarm zwischen den Zotten, im Dickdarm, welchem die Zotten fehlen, frei auf der Schleimhautoberfläche. Jede Drüse besteht aus einer homogenen Haut, auf deren Innenfläche sich ein Cylinderepithel befindet, das an der Mündung continuirlich in das Epithel der Schleimhautoberfläche übergeht. Diese Drüsen gleichen somit vollständig den Schleimdrüsen des Magens; auch sie sind an ihrem blinden Ende von einer dünnen Muskelschichte (Muscularis mucosae) umgeben und von einem feinen Haargefässnetz eingeschlossen. Die Bedeutung der Schlauchdrüsen besteht offenbar in der Vergrösserung der Epithelfläche, da die Zellen, welche die Schläuche auskleiden, mit den Epithelzellen der Schleimhautoberfläche durchaus übereinstimmen.

*) Planer, Wiener Sitzungsberichte. Bd. 42. Baumert, Liebig's Ann. Bd. 88.

Die Brunner'schen Drüsen sind kleine traubenförmige Drüsen, ähnlich den acinösen Drüsen der Mundhöhle (Fig. 21), die in der submucösen Bindegewebsschichte der Schleimhaut des Duodenums liegen, und deren Ausführungsgänge ebenfalls zwischen den Zotten münden. Sie finden sich besonders reichlich im Anfang des Duodenums und hören auf unter der Einmündungsstelle des Gallengangs.

Die Bauchspeicheldrüse (das Pankreas) gleicht in ihrer Textur den Speicheldrüsen. Die Drüsenbläschen sind von Epithelplättchen ausgekleidet und von einer Flüssigkeit erfüllt, in der sich zahlreiche Fettkörnchen suspendirt finden. Ausser ihrem Hauptausführungsgang, dem Wirsung'schen Gang, besitzt die Drüse noch einen kleineren Canal, der

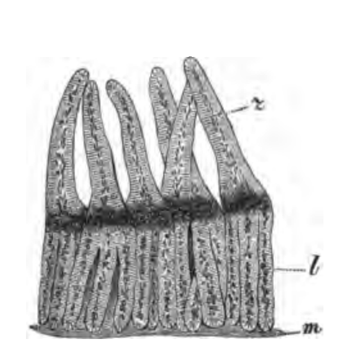


Fig. 29. Drüsenschichte der Dünndarmschleimhaut. z Zotten, l schlauchförmige (Lieberkühn'sche) Drüsen, m Schichte glatter Muskelzellen.

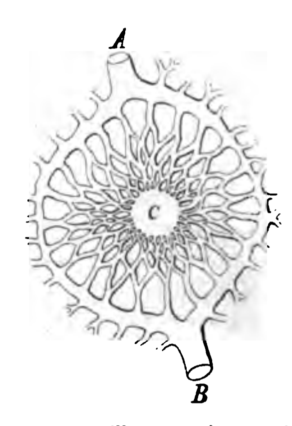


Fig. 30. Capillarverzweigung eines Leberläppchens. A, B Pfortaderzweige, C Wurzel der Lebervene.

an der Seite des ersteren mündet. Neben beiden ergiessen ausserdem einige kleine, in der Darmwand liegende, acinöse Drüsen einen dem Bauchspeichel gleichenden Saft in das Duodenum; es sind die von Bernard beim Hunde entdeckten, von Klob auch beim Menschen nachgewiesenen Nebendrüsen des Pankreas. Die Nerven endigen nach Pflüger im Pankreas genau ebenso wie in den Speicheldrüsen*).

Die Leber, die grösste Drüse des Verdauungscanals, ist zugleich bei weitem die gefässreichste, indem dreierlei Blutgefässe in ihre Zusammensetzung eingehen und einen wesentlichen Theil ihres Parenchyms bilden. Das hauptsächlichste dieser Gefässe ist die Pfortader, die sich meistens dichotomisch spaltet und mit ihren letzten Zweigen die mit blossem Auge

*) Ueber Structur der Darmschleimhaut und ihrer Drüsen im Allgemeinen vgl. Kölliker, Gewebelehre, 5. Aufl., über Nervenendigungen im Pankreas Pflüger, Archiv f. mikr. Anat. Bd. 5.

sichtbaren kleinen Leberinselchen oder Leberläppchen umkreist. Es sind immer je zwei Gefässchen A und B (Fig. 30), die sich gabelig theilen, um in der Mitte mit einander zu verschmelzen, und um nach innen und aussen ein Capillarnetz zu entsenden. In der Mitte einer jeden Leberinsel sammeln sich die Capillaren zu einem abführenden Gefässe C, das senkrecht zu dem Capillarnetz steht und eine Wurzel zu einer Lebervene bildet. Die Lebervenen sammeln sich aus diesen das Blut aus den Leberinseln abführenden Gefässen und treten zu den grösseren in die untere Hohlader einmündenden Venenstämmen zusammen. Die Leberarterie steht zu den eigenthümlichen Functionen der Leber grösstentheils nur in mittelbarer Beziehung; ihre Aeste verlaufen nämlich mit den Zweigen der Pfortader und der Gallengänge und bilden die Ernährungsgefässe für die Wandungen beider Canäle,



Fig. 31. Anordnung der Drüsenzellen in einem Leberläppchen.

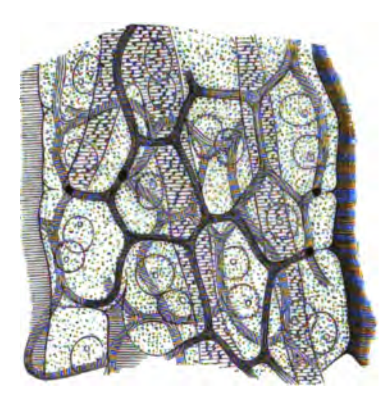


Fig. 32. Aus einer injicirten Kaninchenleber, stärkere Vergrösserung (nach Hering). Die Gallencapillaren sind längs, die (breiteren) Blutcapillaren quer schraffirt. Im Innern der von einem Gallencapillarnetz umsponnenen Leberzellen sieht man je einen oder zwei Kerne mit Kernkörperchen.

andere gehen zum serösen Bauchfellüberzug der Leber. Die aus den Verzweigungen der Leberarterie hervorgehenden Venen münden jedoch in Pfortaderzweige ein, und es betheiligt sich dadurch auch das Leberarterienblut wenigstens theilweise an den Drüsenfunctionen der Leber, speciell an der Gallenabsonderung. Die Lymphgefässe beginnen nach Mac Gillavry mit einem die Blutcapillaren umgebenden, wahrscheinlich wandungslosen Netzwerk von Lymphgängen, so dass die Leberzellen theilweise unmittelbar von einem Lymphstrom umspült werden.

Das secernirende Parenchym der Leber besteht aus Zellen von der Form der Plattenepithelzellen. Diese Zellen besitzen entweder nur eine äusserst zarte Hülle, oder sie sind gänzlich membranlos. Sie enthalten einen deutlichen Kern mit Kernkörperchen, zuweilen auch zwei solche Kerne, und einen Inhalt mit zahlreichen Elementarkörnchen, Fetttröpfchen und braunen Pigmentkörnchen. Sie erfüllen balkenförmig an einander gereiht

die Zwischenräume des Gefässnetzes. In der Leber der Säugethiere ist dieses Netz so enge, dass jede einzelne Drüsenzelle mit mindestens einem Capillargefäss in Berührung steht. Die feinsten Gallengänge bilden ein Netz noch engerer Canälchen, welches ebenfalls die einzelnen Zellen umspinnt; dabei liegen die Gallencanälchen so zu den Capillargefässen, dass beide stets an entgegengesetzte Seiten einer Drüsenzelle sich anlagern, nie also mit einander in unmittelbare Berührung kommen (Andrejevic, Hering). Aus den Capillaren getretene Flüssigkeit muss demnach, ehe sie in ein Gallencanälchen gelangen kann, immer eine Leberzelle durchwandert haben.

Durch die hier mitgetheilten Resultate der neueren Histologie der Leber ist die wesentliche Uebereinstimmung dieser mit andern Drüsen insofern festgestellt, als auch in ihr die Blutgefässe und die Secretionswege durch secernirendes Parenchym getrennt sind. Die Eigenthümlichkeit der Leber besteht nur in der ausserordentlichen Feinheit beider Capillarnetze, wodurch jede einzelne Zelle von denselben umsponnen wird, sowie in dem Mangel einer zwischen den Blutgefässen und Drüsenzellen gelegenen membrana propria. Dagegen geben mehrere Beobachter an, dass die feinsten Gallengänge, die nach Andrejevic vorzugsweise die Kanten, nach Hering aber auch die Grenzflächen der Leberzellen umspinnen, durch eine besondere Membran von den Drüsenzellen geschieden seien (Budge, Mac Gillavry, Eberth), Andere (Kölliker, Hering) leugnen eine solche oder lassen sie höchstens als eine Cuticularbildung analog derjenigen der Cylinderepithelzellen des Darmcanals gelten. Nervenfasern endigen in den Leberzellen nach Pflüger in ganz derselben Weise wie in den Speichelzellen *).

§. 53. Verdauung durch den Darmsaft.

Der Darmsaft oder Darmschleim ist das Secret des Cylinderepithels der Oberfläche und der schlauchförmigen Drüsen des Darmcanals. Im reinen Zustand ist dieses Secret noch wenig untersucht. Die aus gewöhnlichen Darmfisteln erhaltene Flüssigkeit ist in der Regel theils mit andern Secreten, namentlich Bauchspeichel, theils mit Verdauungsproducten vermischt. Einen reinen, aber vielleicht nicht immer normalen Saft erhält man nach Thiry aus Fisteln isolirter und mit ihren Gefässen in Zusammenhang gebliebener Darmschlingen von Thieren. Der nach der ersten Methode gewonnene Saft ist durch abgestossene Epithelien getrübt; Thiry'sche Fisteln liefern zuweilen eine wasserklare Flüssigkeit. Immer ist das Secret stark alkalisch, enthält Mucin, etwas coagulirbares Eiweiss und Fermentkörper, die bis jetzt nicht näher untersucht sind. Der Thiry'sche Saft enthält kohlensaure Alkalien und braust daher auf beim Zusatz stärkerer Säuren.

*) Zur Histologie der Leber vgl. Hering in Stricker's Handb. der Gewebelehre und die dort angeführte Literatur, über Nervenendigungen in der Leber Pflüger, in dessen Archiv Bd. 2.

Die chemischen Wirkungen des Darmsaftes sind noch wenig sichergestellt. Das unreine Secret wandelt Stärke in Zucker um und löst langsam Eiweiss; es lässt sich aber nicht bestimmen, in wiefern diese Wirkungen etwa von beigemengtem pankreatischem Saft herrühren. Thiry konnte an dem von ihm gewonnenen reinen Secret keine diastatische Wirkung und nur eine Wirkung auf Fibrin beobachten. Zuweilen löst aber das reine Secret auch andere Eiweisskörper (Schiff), während in manchen Fällen selbst die Wirkung auf Fibrin zu fehlen scheint (Quincke). Endlich wandelt der Darmschleim, wahrscheinlich durch ein besonderes Ferment, Rohr- in Traubenzucker um (Paschutin). Das Secret der Brunner'schen Drüsen, das sich von dem übrigen Darmsaft des Duodenums nicht isoliren lässt, scheint diesem in seiner Wirkung gleich zu stehen: das Extract der herauspräparirten Drüsen führt Stärke in Zucker über und löst Fibrin zu Pepton auf (Krolow).

Zur Anlegung von Fisteln isolirter Darmschlingen verfährt man nach Thiry folgendermassen. Man zieht bei Hunden aus einem Schnitt in der Linea alba eine Dünndarmschlinge hervor und schneidet aus dieser unter Schonung des Mesenteriums ein 10—15 Cm. langes Stück aus. Die Darmenden ober- und unterhalb des ausgeschnittenen Stücks werden mittelst der Darmnaht mit einander vereinigt, das isolirte Darmstück wird an seinem einen Ende zugenäht und in die Bauchhöhle zurückgebracht, mit dem andern offenen Ende in die Bauchwunde eingenäht. Ohne besondere mechanische und chemische Reize ist die Secretion fast gleich null. Durch mechanische Reize oder Betupfen mit Salzsäure wird dagegen eine ziemlich reichliche Secretion erzielt. Die stärkste Absonderung betrug nach Thiry's Beobachtungen 4 Grms. auf 30 □ Cm. Oberfläche in der Stunde. Schiff brachte die zu verdauenden Stoffe in die Darmschlinge und erhielt so etwas andere Resultate als Thiry, der erst das aufgesammelte Secret prüfte. Zu dem Ergebniss, dass der Darmsaft nicht nur Fibrin, sondern auch andere Eiweisskörper und Stärke verdaue, führten übrigens auch die Beobachtungen von Busch an einem Individuum mit einer Dünndarmfistel. Diese war so beschaffen, dass der obere (galle- und bauchspeichelhaltige) Dünndarmabschnitt getrennt von dem unteren nach aussen mündete. Stärke- und eiweisshaltige Nahrung in die untere Fistelöffnung gebracht, wurde nun zu einem grossen Theil resorbirt, also ohne Zweifel auch verdaut. Zwar hat H. Eichhorst Glycerinextracte der Darmschleimhaut unwirksam auf Fibrin gefunden, aber er hatte die Schleimhaut zuvor mit Alkohol behandelt, und in diesem Fall konnte v. Wittich auch aus dem Pankreas kein Eiweissferment erhalten (s. §. 54). Das Extract der Dickdarmschleimhaut fanden dagegen sowohl Eichhorst wie Markwald diastatisch unwirksam; Eiweiss wird in Folge der Fäulniss theilweise gelöst, nicht aber eigentlich verdaut. Paschutin gelang es, das Stärke- und Rohrzuckerferment der Dünndarmschleimhaut von einander zu trennen. Als er nach der Methode von Danilewsky (S. 218) das Infus der Darmschleimhaut durch Collodium fällte, konnte das Stärkeferment aus dem Collodiumniederschlag durch H_2O ausgezogen werden, das Rohrzuckerferment blieb fast vollständig an demselben haften. Vermuthlich wird übrigens bei dieser Fermentwirkung der

Rohrzucker ebenso wie beim Kochen mit verd. SO_4H_2 in Dextrose und Levulose gespalten *).

§. 54. Verdauung durch den Bauchspeichel.

Der Bauchspeichel ist ein in seiner Concentration und Zusammensetzung etwas wechselndes Secret, auf welches hauptsächlich die Nahrungsaufnahme von bestimmendem Einflusse zu sein scheint. Die Menge seiner festen Bestandtheile schwankt in der Regel zwischen 2 und 5 Proc., kann aber in einzelnen Fällen 10 Proc. erreichen. Das Secret ist eine farblose, stark alkalische Flüssigkeit, welche etwas Mucin, Alkalialbuminat und Serumalbumin enthält; ausserdem ist in concentrirteren Secreten ein eigenthümlicher Albuminkörper beobachtet, der auf 0° abgekühlt gallertig gerinnt. In der Regel enthält der Bauchspeichel (und ebenso das Extract der Bauchspeicheldrüse) drei Fermentkörper: ein diastatisches Ferment (Ptyalin), welches Stärke in Zucker (Ptyalose) überführt, ein Fettferment, welches neutrale Fette in Fettsäure und Glycerin zerlegt, und ein Eiweissferment (Pankreatin, Trypsin), welches Eiweisskörper spaltet und in Peptone überführt; im Gegensatz zum Pepsin übt es diese Wirkung in alkalischer und neutraler Lösung aus, verliert sie aber bei einem mässigen Ueberschuss freier Säure. Von den genannten Fermenten findet sich das diastatische in jedem Bauchspeichel und in jeder Bauchspeicheldrüse; auch das Fettferment wird meistens angetroffen. Dagegen wird das Eiweissferment nur in dem Saft und Extract der während der Verdauungszeit gerötheten Drüse mit Sicherheit gefunden; in der nüchternen Zeit fehlt es öfter, es ist dann statt seiner eine Substanz vorhanden, aus der sich in der Wärme oder bei der Einwirkung von Säuren das Trypsin abspaltet (Zymogen nach Heidenhain). Ausserdem führt das Secret sowie die Drüsensubstanz schon im frischen Zustand Leucin und in Alkohol lösliche Extractivstoffe; andere Körper, wie Tyrosin, Xanthin, Guanin, Milchsäure, flüchtige Fettsäuren sind nicht in der frischen Drüse, wohl aber in dem sich zersetzenden Safte oder Extract derselben zu finden. Die Aschenbestandtheile des Secrets stimmen mit denjenigen des Blutserums überein (s. §. 65); die Menge derselben wechselt bei den Schwankungen des Gehalts an festen Stoffen nur wenig (0,7—0,9 Proc.), so dass jene Schwankungen fast ganz auf Rechnung der organischen Bestandtheile kommen.

Die Absonderung des Bauchspeichels ist in hohem Grade von der Nahrungsaufnahme abhängig. Sie steigt beträchtlich in der Zeit der Verdauung und sinkt während des Hungers. Die Innervation der

*) Frerichs, Art. Verdauung. Bidder und Schmidt a. a. O. Busch, Virchow's Arch. Bd. 14. Thiry, Wiener Sitzungsber. Bd. 50. Quincke, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1868. Paschutin ebend. 1871. Schiff, lavori nel laborat. di Firenze, 1868. Krolow, Berliner klin. Wochenschr. 1870. Eichhorst, Pflüger's Arch. Bd. 4. Markwald, Virchow's Archiv Bd. 64.

Drüse ist auf die Secretion von nachweisbarem Einflusse. Durchschneidet man die mit den Gefässen zur Drüse verlaufenden Nerven, so tritt eine merkliche Steigerung der Secretion ein, die nun auch in der nüchternen Zeit gleichmässig andauert. Wird dagegen, während die Drüsennerven erhalten sind, das centrale Vagusende gereizt, so wird die Absonderung gehemmt; eine ähnliche Hemmung begleitet den Eintritt von Brechbewegungen. Man schliesst hieraus, dass sich hemmende Nerven zur Drüse begeben, deren Erregung durch Reizung des Vagus oder seiner peripherischen Ausbreitungen im Magen reflectorisch ausgelöst werden kann (N. O. Bernstein). Ausserdem existirt ohne Zweifel eine die Secretion anregende Innervation, welche aber experimentell nicht mit Sicherheit hervorgerufen werden kann (Landau).

Wie in den Mundspeicheldrüsen, so ist auch in dem Pankreas die Secretion mit histologischen Veränderungen der Drüsensubstanz verbunden. Man unterscheidet an den Pankreaszellen eine körnige Innenzone und eine mehr homogene Aussenzone. Im Hungerzustand nimmt die letztere nach Heidenhain den kleineren Theil der Zellen ein, im Anfang der Verdauung aber vergrössert sie sich, während die innere körnige Zone verbraucht wird, gegen Ende der Verdauung wächst dann wieder diese auf Kosten der Aussenzone.

Um Bauchspeichel zur Untersuchung zu gewinnen und die Verhältnisse seiner Secretion zu erforschen, bedient man sich der Anlegung von Pankreasfisteln bei Hunden. Da bei diesen Thieren zwei Ausführungsgänge der Bauchspeicheldrüse in das Duodenum münden, der eine dicht neben dem Gallengang, der andere, grössere etwas weiter unten, nur der letztere aber zur Anlegung von Fisteln geeignet ist, so lässt sich immer nur ein Theil des Secretes gewinnen, die absolute Menge des abgesonderten Saftes lässt sich daher nicht bestimmen. Man ist nun bei der Anlegung solcher Fisteln in doppelter Weise verfahren: man hat entweder transitorische Fisteln angelegt, indem bei den gefütterten Thieren in den blossgelegten Ausführungsgang sogleich eine Canüle gebunden wurde, um den Saft aufzufangen (Bernard, Bidder und Schmidt). Oder man hat sich permanenter Fisteln bedient, welche durch Verheilen des mit der Drüse zusammenhängenden Endes des Gangs mit der Bauchwunde erzeugt wurden (Ludwig). Im ersten Fall wurde ein dickflüssiges, an festen Bestandtheilen reiches, im zweiten meistens ein dünnflüssigeres und wasserreicheres Secret erhalten.

So fand C. Schmidt in 1000 Theilen Secret:

	bei permanenter Fistel	bei temporärer Fistel
Wasser	980,45	900,76
Feste Stoffe	11,55	99,24
Eiweisskörper u. Fermente	12,71	90,44
Salze	6,84	8,80.

Da in dem temporären Secret das Eiweissferment fehlte, so hielten Bernard und Schmidt die Absonderung der permanenten Fistel für pathologisch. Neuerdings haben jedoch Ludwig und N. O. Bernstein gezeigt, dass das Secret der permanenten Fistel Eiweiss, namentlich Fibrin, in der Regel

leicht verdaut; nur dem nach der Nervendurchschneidung ergossenen Secret fehlte zuweilen diese Wirkung. Die abgesonderte Saftmenge stieg in den Versuchen Bernstein's von der 1. bis zur 6. Stunde nach der Nahrungsaufnahme durchschnittlich etwa von 1,5 bis auf 5 Cub.-Cm. in 10 Min., um dann langsam wieder zu sinken; nach 15 bis 20stündigem Hunger war die Absonderung = 0 oder betrug wenige Bruchtheile eines Cub.-Cm. Bei durchschnittenen Drüsennerven betrug dagegen noch nach 17stündigem Hungern die Absonderung 5—6 Cub.-Cm.; einen ähnlichen Erfolg hatte die Curarevergiftung. Heidenhain fand, dass bei der Anlegung permanenter Fisteln die körnige Innenzone der Secretionszellen bis auf spärliche Reste verschwindet, eine Umwandlung, die ohne Zweifel zu der Mengezunahme des Secretes und seiner Verarmung an festen Bestandtheilen, besonders an Ferment in Beziehung steht. Die frische Drüse reagirt sauer. Heidenhain vermuthet, dass diese Säurebildung die normale Umwandlung des Zymogens in Trypsin bewirke, da eine solche Umwandlung auch künstlich bei der Einwirkung von Säuren auf das Pankreasinfus erfolgt.

Man nahm früher in dem Bauchspeichel ein einziges Ferment an. Danilewsky hat zuerst gezeigt, dass jedenfalls zwei, wahrscheinlich aber sogar drei Fermente in diesem Secret existiren. Schüttelt man nämlich den dickflüssigen Bauchspeichel aus einer transitorischen Fistel mit Collodium, so wird das Eiweissferment durch die Collodiumhäute mechanisch niedergerissen, während das Stärkeferment in Lösung bleibt. Ebenso enthält der Glycerinauszug einer zuvor mit Alkohol behandelten Drüse nach v. Wittich nur das Stärkeferment, während in dem ohne vorherige Alkoholbehandlung bereiteten Extract beide Fermente enthalten sind. Das Fettferment kann man nach Danilewsky durch Fällung des frischen Secretes mit Magnesiahydrat entfernen: in dem Filtrat sind dann noch die beiden andern Fermente, aber das Fettferment fehlt. Die Verschiedenheit des Eiweiss- und Stärkefermentes konnte schon aus der Thatsache gefolgert werden, dass nur die geröthete Drüse nach eingeleiteter Magenverdauung Eiweiss in Pepton überführt, während die Wirkung auf Stärke jederzeit beobachtet wird (s. unten). In neuester Zeit hat dann Kühne das Eiweissferment, das er wegen seiner Eigenschaft Eiweiss zu spalten als Trypsin bezeichnet, durch wiederholte Fällung mit Alkohol und Wiederauflösen in Wasser ziemlich rein dargestellt. Es unterscheidet sich nicht nur dadurch wesentlich von dem Pepsin, dass es die Eiweisskörper in neutraler und alkalischer Lösung in Peptone überführt, sondern auch dadurch, dass es selbst die charakteristischen Eigenschaften der Eiweisskörper (Fällbarkeit durch Alkohol, durch Hitze nach vorherigem Ansäuern der Flüssigkeit) besitzt. Das Trypsin verdaut daher allmälig sich selber; ebenso wird es durch Pepsin verdaut. Es wird desshalb die Wirkung des Trypsin durch hinzutretendes Pepsin beeinträchtigt und schliesslich völlig aufgehoben, nicht aber hemmt umgekehrt das Trypsin die Pepsinwirkung *).

---

*) Schmidt, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 92. Bernard, leçons de physiol. 1856. Ludwig und Weinmann, Ztschr. f. rat. Med. n. F. Bd. 3. Corvisart, mémoires sur le pancréas, 1857—63. Danilewsky, Arch. für path. Anat. Bd. 25. N. O. Bernstein, Leipziger Berichte 1869. Heidenhain, Pflüger's Archiv Bd. 10. Kühne, Verhandlungen des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 1.

Dem pankreatischen Safte werden drei Verdauungsfunctionen zugeschrieben: 1) die Umwandlung von Stärke in Zucker, 2) die feine Vertheilung und theilweise chemische Zerlegung der Fette, und 3) die Umwandlung von Eiweisskörpern in Peptone.

Das Vermögen, Stärke in Zucker umzuwandeln, besitzt der Bauchspeichel in höherem Grade als der Mundspeichel. Auf Fette wirkt er sowohl mechanisch als chemisch ein. Das dickflüssige Secret führt mit flüssigem Fett geschüttelt dieses in eine Emulsion über, die beim Stehen nicht wieder verschwindet; diese Wirkung verdankt das Secret wahrscheinlich dem in der Kälte gerinnenden Eiweisskörper. Ausserdem zerlegt der Bauchspeichel Fett in Fettsäure und Glycerin, von denen die erstere bei Vorhandensein von freiem Alkali in der Flüssigkeit sich mit diesem zu einer Seife verbindet. Doch geht die Zerlegung auch in dem neutralisirten oder angesäuerten Safte vor sich, und ist beim Schütteln des letzteren mit frischem Butterfett an dem auftretenden Buttersäuregeruch erkennbar. Dagegen hebt Kochhitze die Wirkung auf. Hierin liegt der Beweis, dass die Fettzerlegung nicht etwa von freiem Alkali, sondern von einem Fermentkörper ausgeht (Bernard). In welchem Umfang der pankreatische Saft diese Wirkung auch im Organismus äussert und dadurch wesentliches Verdauungsmittel der Fette wird, ist aber noch zweifelhaft. Schiff sowie Colin und Bérard fanden, dass sogar nach Exstirpation des Pankreas die Fette in nicht merklich verminderter Menge verdaut wurden. Dieses Resultat erklärt sich aber dadurch, dass neben dem pankreatischen Saft die Galle an der Fettverdauung betheiligt ist (s. §. 55), und dass überhaupt der Resorption des Fettes nicht nothwendig eine Zerlegung desselben vorausgeht. Im Gegentheil wird, wie wir sehen werden, der grösste Theil des Fettes unzerlegt, in Form einer Emulsion, resorbirt. Die theilweise Fettzerlegung durch den pankreatischen Saft hat aber wahrscheinlich dadurch eine wichtige Bedeutung für die Fettresorption, dass freie Fettsäuren und Seifen die Bildung einer bleibenden Emulsion begünstigen (Brücke).

Die Eiweisskörper werden durch den Bauchspeichel in die nämlichen löslichen Peptone übergeführt, die der Magensaft aus ihnen bildet. Die Fähigkeit Eiweiss zu verdauen kommt jedoch dem pankreatischen Secret in der Regel nur während der im Magen und Darm stattfindenden Verdauung zu. Diese veränderte Secretion während des Verdauungsprocesses ist von einer sichtbaren Schwellung und Bluterfüllung der Drüse begleitet. Von der Magenverdauung unterscheidet sich die pankreatische Eiweissverdauung dadurch, dass sie nur in alkalischer Lösung vor sich geht. Dem entsprechend wird das Syntonin (Parapepton) in den Verdauungsgemengen vermisst; statt dessen scheint Alkalialbuminat als Uebergangsproduct aufzutreten. Endlich werden in ungleich grösserer Menge weitere Zersetzungsproducte des Eiweisses gebildet, vor allem Leucin und Tyrosin, sodann flüchtige Fettsäuren, flüchtige Aminverbindungen, Indol, ein brauner, fäcalähnlicher Körper u. a. Diese letzteren Producte der

Pankreasverdauung sind es, durch welche sich dieselbe, wie es scheint, hauptsächlich an der Bildung der Fäcalstoffe betheiligt. Einige derselben, namentlich die riechenden Stoffe und das Indol, treten aber nicht auf, wenn durch Zusatz von Salicylsäure zum Verdauungsgemisch die Fäulniss verhindert wird (Kühne).

Dass der Bauchspeichel Eiweiss verdaue, wurde zuerst von Bernard behauptet und hierauf von Corvisart näher nachgewiesen. Meissner hat sodann die von Schiff und Corvisart bestätigte Entdeckung gemacht, dass nur das Pankreassecret von in Verdauung begriffenen Thieren Eiweisskörper zu lösen vermag. Auf diese Thatsache hat Schiff die Hypothese gegründet, das Pankreas werde durch vom Magen und Darm aus resorbirte Verdauungsproducte gleichsam geladen; diese Ladung soll abhängig sein von Veränderungen, welche die resorbirten Stoffe innerhalb der Milz zuvor erfahren müssen; denn Exstirpation der Milz störe die eiweissverdauende Kraft des Pankreas. Von verschiedenen Seiten wurde übrigens bezweifelt, inwieweit die Peptonbildung durch den pankreatischen Saft als ein eigentlicher Verdauungsvorgang und nicht als eine gewöhnliche Fäulniss zu betrachten sei. Diese Zweifel haben sich jedoch als unbegründet herausgestellt. Die Lösung der Eiweisskörper geschieht bei der Pankreasverdauung mit so grosser Geschwindigkeit, die gebildete Peptonmenge ist eine so bedeutende, wie sie bei der gewöhnlichen Fäulniss niemals geliefert wird. Auch kann man leicht beobachten, dass das Hereingerathen massenhafter Fäulnissfermente (Vibrionen) in das Verdauungsgemisch die Peptonbildung nicht fördert, sondern stört. Dabei ist freilich nicht ausgeschlossen, dass viele der bei der Pankreasverdauung gebildeten Körper auch unter den Fäulnissproducten vorkommen. Doch liefert die eigentliche Fäulniss stark reducirende Substanzen in grösserer Menge. Kupfervitriol wird daher von faulenden Eiweissmassen gewöhnlich sogleich entfärbt, indem das gebildete Kupferoxydul in Lösung bleibt; der Pankreaschymus dagegen gibt mit Kupfervitriol und Kali die purpurrothe Färbung der Peptone. Auch die von Meissner anfangs festgehaltene Ansicht, dass der Bauchspeichel nur in saurer Lösung Eiweiss verdaue, während in alkalischer gewöhnliche Fäulniss eintrete, hat sich nicht bestätigt. Die Pankreasverdauung geht noch in stark alkalischer Lösung vor sich, ebenso in neutraler, aber durch einen Ueberschuss freier Säure wird sie gehemmt (Danilewsky, Heidenhain).

Unter den Nebenproducten der Pankreasverdauung treten Leucin ($C_6H_{13}NO_2$) und Tyrosin ($C_9H_{11}NO_3$) in so grossen Mengen auf, dass sie beim Concentriren der Peptonlösung in Krystallen (das Leucin in Kugeln, das Tyrosin in Drusen feiner Nadeln) sich ausscheiden. Das in H_2O und Alkohol lösliche Leucin kann durch Fällung des Peptons mit absolutem Alkohol getrennt werden; noch leichter lässt sich das durch seine Unlöslichkeit in H_2O und Alkohol, seine leichte Löslichkeit in NH_3 ausgezeichnete Tyrosin rein gewinnen. Der pankreatische Chymus zeigt in allen Fällen sehr deutlich die Hoffmann'sche Tyrosinreaction (Rothfärbung der Flüssigkeit beim Erwärmen mit Millon'schem Reagens, oder noch besser nach Lothar Meyer mit Salpetersäure, der nachträglich ein Tropfen salpetriger Säure zugefügt wird, während bei Eiweisskörpern und Peptonen nur der in der Kälte entstandene weisse Niederschlag beim Erwärmen gefärbt wird). Der frisch entleerte pankreatische Saft zeigt diese Reaction nicht, wohl aber nach kurzem Stehen in Folge von Selbstverdauung. Leucin dagegen

wies Radziejewsky schon im frischen Secret, das er in Alkohol fliessen liess, nach, doch nimmt auch seine Menge zu in Folge der Selbstverdauung. Im Pankreaschymus steigt die Menge des Leucins und Tyrosins, wie es scheint, auf Kosten des Peptons (Kühne). Diese Körper sind daher wahrscheinlich nicht Nebenproducte des Peptons, sondern sie gehen selbst erst aus einer weiteren Spaltung desselben hervor. Als ein ferneres Zersetzungsproduct beobachtet man nicht selten Indol (Θ_8H_7N), daran kenntlich, dass es sich beim Erwärmen mit wenig Salpetersäure indigblau färbt. Es tritt auch bei andern mit Peptonbildung verbundenen Eiweisszersetzungen (Fäulniss, Kochen mit $S\Theta_4H_2$) auf und ist offenbar nicht ein Product der eigentlichen Pankreasverdauung, sondern der Fäulniss. Unter den riechenden Producten vermuthet Kühne Naphthylamin ($\Theta_{10}H_7.NH_2$)*).

§. 55. Verdauung durch die Galle.

Die Galle ist im frischen Zustand eine klare dunkelgelbe oder grüne Flüssigkeit von bittersüssem Geschmack, eigenthümlich aromatischem Geruch und neutraler Reaction. Die unmittelbar secernirte Galle enthält durchschnittlich 5 Proc. fester Bestandtheile; in der Gallenblase kann aber durch Wasserresorption das Secret bedeutend (bis zu 20 Proc.) concentrirt werden. Die wichtigsten Bestandtheile der Galle sind: die gepaarten Gallensäuren, Gallenfarbstoffe, Lecithin und seine Zersetzungsproducte (Neurin, Glycerinphosphorsäure), Cholesterin, Fette (Palmitin und Oleïn), Seifen (palmitin- und ölsäure Alkalien) und unorganische Stoffe, nämlich theils Alkalien, die an die Gallensäuren und Fettsäuren gebunden sind, besonders Natron, theils Salze, unter ihnen in grösster Menge Chlornatrium, ausserdem geringe Quantitäten von phosphorsaurem und kohlensaurem Natron, phosphorsaurem Kalk und Bittererde, sowie Spuren von Eisen und Mangan. In der Galle, die sich in der Gallenblase angesammelt hat, findet sich als Beimengung immer auch Schleim, welcher der Galle eine zähere Beschaffenheit ertheilt und ihre Reaction häufig aus einer neutralen in eine alkalische umwandelt.

Die gepaarten Gallensäuren sind an Natron gebunden. Die Menschengalle enthält tauro- und glykocholsaures Natron. Bei den Fleischfressern überwiegt die Taurocholsäure, bei den Pflanzenfressern die Glykocholsäure. Die gallensauren Alkalien stellen seifenähnliche Verbindungen dar, welche, ähnlich den echten Seifen, die Eigenschaft haben Fette oder fettähnliche Substanzen in geringen Mengen zu lösen. Auf diese Weise werden auch die in der Galle enthaltenen Fette sowie das Lecithin und Cholesterin gelöst erhalten. Der Farbstoffe enthält die frische Galle zwei, einen rothen, Bilirubin (Biliphaïn, Bilifuscin), und einen grünen,

*) Bernard, mém. sur le pancréas, 1856. Meissner, Zeitschr. f. rat. Med. n. F. Bd. 3. Corvisart, ebend. Danilewsky a. a. O. Schiff, Moleschott's Untersuchungen, Bd. 2, und Pflüger's Archiv Bd. 3. Brücke, Wiener Sitzungsber. Bd. 61. Kühne, Virchow's Archiv Bd. 39, Ber. d. deutschen chem. Ges. VIII, und Verh. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 1.

welcher aus dem ersteren durch Oxydation hervorgeht, Biliverdin. Die Galle der Fleischfresser und des Menschen enthält vorwiegend Bilirubin, die Galle der Pflanzenfresser Biliverdin. Jene ist daher gelbroth, diese grün gefärbt. Nicht in der frischen Galle aber theils in Concrementen der Gallenblase, theils im Harn, theils in der mit Oxydationsmitteln behandelten Galle sind noch einige weitere Farbstoffe beobachtet (Biliprasin, Bilifuscin, Urobilin, Bilicyanin, Choletelin), welche sämmtlich Oxydationsproducte des Bilirubin und Biliverdin sind.

Die Quantität, in welcher die Galle abgesondert wird, ist, wie sich aus der Beobachtung an Thieren mit Gallenblasenfisteln ergibt, eine sehr beträchtliche. Bidder und Schmidt berechnen die tägliche Absonderungsmenge für den Hund auf 20 Grm., Kölliker und Müller auf 26—53 Grm. für 1 Kilogr. Körpergewicht täglich. Bei einem Menschen mit Gallenfistel erhielten Westphalen und v. Wittich viel geringere Mengen, der erstere 498,8 Grm., der letztere 532,8 Cub.-Cm. in 24 Stunden. Uebrigens ist die Absonderung eine sehr wechselnde, indem sie nach der Nahrungsaufnahme steigt und im nüchternen Zustande abnimmt.

In der Blasengalle eines enthaupteten 49jährigen Mannes fand Gorup-Besanez:

Wasser	822,7
Feste Stoffe	177,3
Gallensaure Alkalien	107,9
Fett und Cholesterin	47,3
Schleim mit Farbstoff	22,1
Salze	10,8
	1000,0.

Ueber die wichtigsten dieser Bestandtheile mögen noch einige speciellere Bemerkungen folgen:

1) Die gallensauren Salze erhält man durch Fällung des Alkoholextractes der eingedickten Galle mit Aether (krystallisirte Galle). Diese in H_2O gelöst und mit verd. SO_4H_2 zersetzt, liefert die Gallensäuren. Aus der Galle selbst werden die letzteren durch den Zusatz stärkerer Säuren gefällt; der Niederschlag enthält aber ausserdem das Mucin, wenn dieses nicht zuvor durch Alkohol oder sehr schwaches Ansäuren ausgefällt wurde. Die Glykocholsäure ($C_{26}H_{43}NO_6$) scheidet sich in feinen Nadeln aus, die von Alkohol und heissem H_2O gelöst werden, in Aether und kaltem H_2O unlöslich sind. Die Taurocholsäure ($C_{26}H_{45}NSO_7$) dagegen bildet in H_2O sehr lösliche, zerfliessende Krystalle; sie wird am besten aus der fast nur Taurocholsäure enthaltenden Hundegalle erhalten, zersetzt sich aber leicht. Bei der Fäulniss sowie beim Kochen mit Säuren oder Alkalien spalten sich die Gallensäuren, am leichtesten die Taurocholsäure, in ihre Paarlinge: Glycin, Taurin und Cholalsäure. Das Glycin (Leimzucker $C_2H_5NO_2$), welches auch durch Behandeln des Leims mit Säuren und Alkalien erhalten werden kann, bildet farblose Krystallkrusten, welche sich leicht in H_2O lösen, in Alkohol und Aether unlöslich sind; ihm verdankt die Galle ihren süsslichen Geschmack. Zersetzt man Galle durch HCl, so erhält man das Glycin in einer in Alkohol löslichen HCl-Verbindung. Das Taurin

($C_2H_7NSO_3$), in schönen vier- oder sechsseitigen Prismen krystallisirend, löst sich sehr leicht in heissem, schwerer in kaltem H_2O, gar nicht in Alkohol und Aether; durch seinen S-Gehalt leicht erkennbar, ist es der am schwersten zersetzbare aller Gallenbestandtheile und wird daher in der stark gefaulten oder lange mit starken Säuren gekochten Galle noch angetroffen. Die Cholalsäure ($C_{24}H_{40}O_5$) ist wenig in H_2O, leicht in Aether und Alkohol löslich, von stark bitterem Geschmack, entweder amorph oder in vierseitigen, nahezu rectangulären Säulen krystallisirend; sie selbst und ihre Verbindungen zeigen rechtseitige Circumpolarisation (spec. Drehung der wasserfreien Säure + 50°). Mit etwas Zucker und conc. SO_4H_2 versetzt, färbt sie sich dunkelroth (Pettenkofer's Reaction), hieran ist das Vorhandensein der Cholalsäure sowie der gepaarten Gallensäuren in thierischen Flüssigkeiten leicht zu erkennen. Durch Kochen mit Säuren sowie durch fortgesetzte Einwirkung von Fäulnissfermenten zerfällt die Cholalsäure in H_2O und Dyslysin ($C_{24}H_{36}O_3$), einen amorphen, in H_2O und Alkohol unlöslichen, in Aether wenig löslichen Körper, der von der Cholalsäure und ihren Verbindungen gelöst wird. Die s. g. Choloidinsäure ist wahrscheinlich ein Gemenge von Cholalsäure und Dyslysin.

2) Lecithin und Cholesterin. Zuerst wurde von Strecker aus der Galle das Neurin (Cholin, Strecker) dargestellt; dass in der frischen Galle Lecithin enthalten sei, hat dann Diakonow gezeigt. Die Menge desselben, ebenso die des Cholesterins, ist jedoch sehr gering. Ueber die Eigenschaften des Lecithins vergl. die Physiologie der Nervensubstanz. Das Cholesterin ($C_{26}H_{44}O$) ist Hauptbestandtheil der meisten Gallensteine. Aus seinen Lösungen in Aether oder heissem Alkohol krystallisirt es in perlmutterglänzenden rhombischen Tafeln, oft bildet es schon in den Gallensteinen krystallinische Massen. Mit conc. SO_4H_2 und etwas Chloroform übergossen zeigt es eine blutrothe Färbung, welche durch NO_3H in Blau und Grün übergeht; mit NO_3H abgedampft nimmt es beim Hinzufügen von NH_3 eine rothe Färbung an (Cholesterinreactionen) *).

3) Die Gallenfarbstoffe. Sie sind sämmtlich in Alkalien und in Alkohol löslich und werden aus ihrer alkalischen Lösung durch Säuren gefällt; in der Galle selbst in geringen Quantitäten enthalten, können sie in grösserer Menge aus Gallensteinen gewonnen werden, letztere enthalten aber ausserdem einige besondere Farbstoffe. Alle Gallenfarbstoffe zeigen, wenn ihre Lösungen mit etwas starker Salpetersäure, die salpetrige Säure enthält, versetzt werden, folgenden Farbenwechsel: die Lösung wird zuerst dunkelgrün, dann blau, violett, roth, gelb (Gmelin'sche Gallenprobe). Aehnliche Farbenwechsel entstehen bei der Einwirkung von Ozon, von H_2O_2 (unter Zusatz von etwas Eisenvitriol), von Chlor, Jod und Brom (Maly, Jaffé). a) Bilirubin ($C_{16}H_{18}N_2O_3$) kann durch seine Löslichkeit in Chloroform, Benzol und CS_2 leicht von den andern Farbstoffen getrennt werden; Fleischfressergalle mit Chloroform geschüttelt gibt ihr Bilirubin unmittelbar an dieses ab. Krystallisirt aus der Chloroformlösung in rothen Nadeln oder rhombischen Täfelchen, die dem Hämatoidin gleichen (s. Blutfarbstoffe). b) Biliverdin ($C_{16}H_{20}N_2O_5$ Städeler, $C_{16}H_{18}N_2O_4$ Maly). Eine Lösung des Bilirubin oder bilirubinhaltige Galle wird sehr bald an der Luft grün, indem das Bilirubin in Biliverdin übergeht. c) Biliprasin ($C_{16}H_{22}N_2O_6$), in

*) Ueber Gallensäuren und Cholesterin vergl. v. Gorup-Besanez, Zoochemische Analyse 3. Aufl.

Alkohol mit grüner, in Alkalien mit brauner Farbe löslich, woraus es durch Säuren grün gefällt wird, soll ausser in Gallensteinen nach Städeler auch in faulender Galle als Oxydationsproduct der vorigen Farbstoffe auftreten. d) Bilifuscin ($\Theta_{16}H_{20}N_2\Theta_4$), in Alkohol und Alkalien mit rothbrauner Farbe löslich, nur in Gallensteinen gefunden. e) Bilicyanin, Choletelin und Urobilin. Der bei der Gmelin'schen Reaction auftretende Farbenwechsel ist durch die Bildung von Oxydationsproducten der Gallenfarbstoffe bedingt, deren zwei, ein blauer (in alkalischer Lösung grüner) und ein rother, hauptsächlich durch ihre spektroskopischen Eigenschaften festgestellt sind. Der erstere, das Bilicyanin (Choleverdin), zeigt in saurer Lösung zwei Absorptionsstreifen (α, β) im rothen und gelben Theil des Spektrums zwischen den Fraunhofer'schen Linien C und E, in neutraler und alkalischer Lösung rücken beide Streifen weiter nach links, nach B und D. Der rothe Farbstoff, das Choletelin ($\Theta_{16}H_8N_2\Theta_6$ nach Maly), zeigt in saurer Lösung einen breiten Streifen im grünen Theil des Spektrums zwischen b und F (γ), der in alkalischer Lösung weiter gegen E hinrückt. Bei der Einwirkung von Oxydationsmitteln auf die Galle bekommt man in der Regel die Streifen α, β und γ zu sehen, da beide Producte gleichzeitig (und zwar bei der gewöhnlichen Gmelin'schen Gallenprobe in saurer Lösung) in der Flüssigkeit

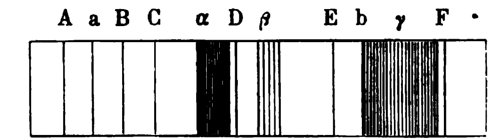


Fig. 33. Spektrum des Bilicyanin und Choletelin (in saurer Lösung).
α, β Absorptionsbänder des Bilicyanin, γ des Choletelin.
A—F Fraunhofer'sche Linien.

vorhanden sind. Bilicyanin und Choletelin sind ebenfalls in Alkohol und Alkalien, das erstere auch in Chloroform löslich und werden aus diesen Lösungen durch Säuren gefällt; doch sind sie bei Gegenwart von Salzen auch in Säuren löslich. Im Harn hat Jaffé einen Farbstoff, Urobilin (Jaffé), Hydrobilirubin (Maly), aufgefunden, der wahrscheinlich von den Gallenfarbstoffen abstammt, und der in seinen spektroskopischen Eigenschaften dem Choletelin gleicht, daher Heynsius und Campbell sowie Stokvis die Identität beider annehmen, während Maly dem widerspricht, da nach ihm beide Farbstoffe eine verschiedene Zusammensetzung und verschiedene Eigenschaften besitzen (s. Harnfarbstoffe). Ein dem Urobilin sehr verwandter, vielleicht mit ihm identischer Farbstoff ist auch im Darminhalte gefunden (Stercobilin, Vanlair und Masius). Die normalen Gallenfarbstoffe, Bilirubin, Biliverdin u. s. w., zeigen keine Absorptionsstreifen im Spektrum. Dagegen treten im alkoholischen Extract der eingedickten Galle und von Gallensteinen, zuweilen auch in der Galle selbst beim Stehen an der Luft ähnliche Streifen auf, vermuthlich weil hier dieselben oder verwandte Oxydationsproducte entstehen *).

*) Städeler, Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich 1863. Jaffé, Pflüger's Archiv Bd. 1 und Virchow's Archiv Bd. 47. Maly, Wiener Sitzungsberichte Bd. 59 u. 72 (Abth. III). Heynsius und Campbell, Pflüger's Archiv Bd. 4 u. 10. Liebermann, ebend. Bd. 11. Vierordt, Ztschr. f. Biologie Bd. 9. Vanlair und Masius, med. Centralbl. 1871.

Die Verdauungsfunction der Galle hat man theils durch die Prüfung ihrer Wirkung auf die verschiedenen Nahrungsstoffe, theils durch die Untersuchung der Ernährungsstörungen, welche die Abschneidung ihrer Zufuhr zum Darm herbeiführt, zu ermitteln gesucht.

1) Wirkung der Galle auf die Nahrungsstoffe. Dass Peptone in saurer Lösung durch Galle gefällt werden, wurde schon früher bemerkt (S. 222); bei der normalen Verdauung kommt jedoch diese Wirkung nicht in Betracht, da der Darmchymus sehr bald durch den Bauchspeichel und Darmsaft eine alkalische Reaction annimmt, wobei sich die Peptonniederschläge wieder lösen. Die schwache diastatische Wirkung auf Stärke, die zuweilen an mucinhaltiger Galle beobachtet wurde (H. Nasse), ist zu inconstant und zu unbedeutend, als dass sie für die Verdauung in Rücksicht fiele. So bleibt nur eine Classe von Nahrungsstoffen, auf welche dieses Secret einen wichtigeren Einfluss hat: die Fette. Die Galle vermag durch ihren Gehalt an den seifenähnlichen Verbindungen der Gallensäuren geringe Mengen von Fett zu lösen, in grösserer Menge nimmt sie Fettsäuren auf, indem diese mit dem Alkali der Gallensäuren wahre Seifen bilden und die Gallensäuren frei machen. Es müssen also auch im Darmcanal jene Fettsäuren, welche durch die zerlegende Wirkung des Bauchspeichels auf die Fette entstanden sind, alsbald durch die Galle verseift werden. Ausser dieser chemischen Wirkung sind wahrscheinlich die physikalischen Eigenschaften der Galle von Wichtigkeit; hierher gehört 1) ihre Fähigkeit sich gleichzeitig mit flüssigem Fett und Wasser zu mischen; dadurch ermöglicht die Benetzung einer porösen Wand mit Galle die endosmotische Permeabilität für Fette; 2) ihre Eigenschaft mit Fetten, ähnlich wie der Bauchspeichel, Emulsionen zu bilden; diese Eigenschaft kommt der reinen Galle nur in geringem Grade zu, in höherem besitzt sie das Gemisch der Galle mit Seifen, welches sich im Darm durch die Einwirkung auf freie Fettsäuren bildet. Die Emulsionirung der Fette durch Bauchspeichel und Galle erhält wohl ihre Bedeutung für den Verdauungsprocess zum Theil erst durch jene Fähigkeit der Galle capillare Oeffnungen für flüssiges Fett permeabel zu machen. Endlich verzögert die Galle, ebenso wie sie selbst verhältnissmässig langsam in Fäulniss verfällt, die faulige Zersetzung anderer leicht zersetzbarer organischer Substanzen, denen sie beigemengt wird. Dies rührt wahrscheinlich von den Gallenfarbstoffen her, welche als leicht oxydable Substanzen (ähnlich wie z. B. der Eisenvitriol) in gewissem Grad eine antiseptische Wirkung äussern.

2) Die Erscheinungen bei Abschneidung der Gallenzufuhr zum Darm sind regelmässig folgende: mangelhafte Resorption des Fettes, daher fettarmer Chylus und fettreiche Excremente, welche letztere ausserdem einen putriden Geruch annehmen, endlich Abmagerung und erhöhtes Nahrungsbedürfniss. Diese Erscheinungen werden sowohl an Thieren, bei denen mittelst einer Gallenblasenfistel das Secret nach aussen abgelenkt ist, wie bei Behinderung des Gallenabflusses in den Darm durch Verschluss des ductus

choledochus beobachtet; im letzteren Fall, der sich auch beim Menschen zuweilen pathologisch ereignet, sind die Erscheinungen mit denjenigen des Uebertritts der Gallenbestandtheile in das Blut (Icterus) complicirt. Auch diese Störungen, welche die behinderte Secretion der Galle in den Darm begleiten, weisen demnach darauf hin, dass die Galle ein wichtiges Verdauungssecret für die Fette ist.

Zur näheren Untersuchung der Absonderungsverhältnisse der Galle sowie ihres Einflusses auf die Ernährung benützt man seit Schwann künstlich angelegte Gallenblasenfisteln. Die Bauchhöhle wird zu diesem Zweck in der linea alba eröffnet, der ductus choledochus nahe am Darm und nahe an der Blase unterbunden und dann der Grund der Gallenblase in die Wunde hereingezogen, eröffnet und nach Einlegung einer Canüle mit der Wunde verheilt. Nach Bidder und Schmidt hat die Absonderung bei Hunden 13 bis 15 Stunden, nach Kölliker und Müller höchstens 8 Stunden nach der Nahrungsaufnahme ihr Maximum erreicht. Dieses Maximum beträgt 1,5—1,2 Grm. stündlich auf 1 Kilogr. Körpergewicht (Kölliker, Müller und Nasse), als Minimum fanden Bidder und Schmidt nach mehrtägigem Fasten bei der Katze 0,094 Grm. Doch sind nach Schiff alle diese Angaben zu niedrig, weil der Abschluss des Secretes vom Darm die Secretion vermindert. Dies ergibt sich daraus, dass die letztere vermehrt wird, wenn man einem Gallenfistelhund in eine gleichzeitige Duodenalfistel Galle einspritzt. Schiff berechnet aus Versuchen, in denen sich die Galle bei Hunden abwechselnd durch eine Fistelöffnung nach aussen und durch den ductus choledochus in den Darm entleerte, die normale stündliche Absonderung im Maximum zu 3,2 Grm. pro Kilogr., die Schwankungen lagen zwischen 1,3 und 3,2 Grm. Ein äusserer Nerveneinfluss auf die Secretion ist noch nicht nachgewiesen. Reizung oder Durchschneidung des Vagus und Sympathicus ist ohne Wirkung. Dagegen soll nach Pflüger starke Reizung der Lebersubstanz selbst die Secretion hemmen *).

Die Verdauungsfunction der Galle ist lange räthselhaft gewesen. Eine Wirkung auf die Fettverdauung wurde zuerst von Brodie sowie von Tiedemann und Gmelin behauptet. Letztere zeigten, dass nach Unterbindung des ductus choledochus kein weisser, sondern nur ein durchsichtiger (also fettarmer) Chylus gebildet werde. Bidder und Schmidt fanden, dass bei Ableitung der Galle nach aussen durch Gallenfisteln der Chylus im Mittel nur noch 0,2 proc. Fett führte, während sein normaler Fettgehalt 3,2 proc. beträgt; entsprechend nahm der Fettgehalt der Excremente zu. Ueber die beträchtliche Steigerung der Nahrungszufuhr, die nach Anlegung der Fistel erforderlich ist, um Inanition zu verhüten, haben Bidder und Schmidt, Arnold, Kölliker und Müller Versuche angestellt. Nach Arnold braucht ein Hund mit Fistel täglich $^{5}/_{8}$ Fleisch

---

*) Schwann, Müller's Archiv 1844. Bidder und Schmidt, Verdauungssäfte und Stoffwechsel. Nasse, de bilis quotidie a cane secreta copia, 1851. Arnold, zur Physiologie der Galle, 1854. Kölliker u. Müller, Würzburger Verhandlungen Bd. 5. Voit, physiologisch-chemische Untersuchungen, 1852. Schiff, Pflüger's Archiv Bd. 3. Heidenhain, Studien des physiol. Instituts zu Breslau, 2. Pflüger, in dessen Archiv Bd. 2. v. Wittich, ebend. Bd. 6. Westphalen, deutsches Archiv f. klin. Med. Bd. 11.

und $^{2}/_{5}$ Brod auf die Gewichtseinheit seines Körpers mehr als ein gesundes Thier. Trotz dieser auffallenden Erscheinungen wusste man für dieselben keine zureichenden Anhaltspunkte in den Eigenschaften der Galle aufzufinden, so dass Manche, wie Frerichs, geneigt waren, ihre Function der Fettverdauung wieder in Zweifel zu ziehen, bis Wistinghausen unter Bidder's und Schmidt's Leitung durch endosmotische Versuche die Fähigkeit der Galle nachwies, Membranen für Fett permeabel zu machen*).

§. 56. Rückblick auf die Verdauung der Nahrungsstoffe.

Die Veränderungen der einzelnen Nahrungsstoffe im Darmcanal sind im wesentlichen folgende:

1) Unter den Kohlehydraten wird Stärke und Glykogen durch Mundspeichel, Bauchspeichel und Darmsaft in Dextrin und Traubenzucker umgewandelt. Der Traubenzucker selbst wird unverändert aufgenommen, der Rohrzucker nach vorheriger Umwandlung durch den Darmsaft in Glykose; in den untern Partieen des Dünndarms und im Dickdarm liefert ein Theil dieser Zuckerarten durch Gährung Milch- und Buttersäure. Der Michzucker geht wahrscheinlich sämmtlich in Milchsäure über. Diese letzteren Veränderungen geschehen, wie es scheint, ohne unmittelbare Beeinflussung durch die Verdauungssäfte durch Fermente des Darminhalts. Ob die im Darmcanal, namentlich bei Herbivoren, stattfindende Ueberführung junger Cellulose in Zucker auf der Wirkung der Verdauungssäfte (Darmsaft, Bauchspeichel) oder ebenfalls auf der Bildung von Fermenten beruht, die bei der Zersetzung des Darminhaltes sich bilden, ist noch zu ermitteln.

2) Die Fette werden vorzüglich durch den Bauchspeichel, zum Theil auch den Darmsaft und die Galle in Emulsion gebracht, und dann wird ihre Resorption durch Befeuchtung der resorbirenden Fläche mit Galle ermöglicht. Ein Theil der Fette wird ferner durch den Bauchspeichel in Fettsäure und Fettbasis zerlegt, worauf die Fettsäure sich mit dem Alkali der gallensauren Salze zu einer Seife verbindet. Durch diese Seife kann dann auch noch neutrales Fett gelöst und so resorbirt werden.

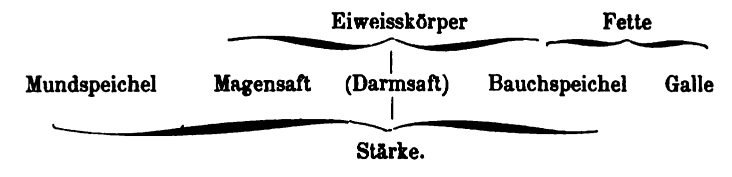
3) Die Eiweisskörper werden theils im Magen durch die Einwirkung des Magensaftes theils im Darm durch Bauchspeichel und Darmsaft, durch letzteren jedoch nur in sehr geringer Menge, in Peptone umgewandelt. Leim und leimgebende Substanz werden durch den Magensaft aufgelöst, die leimgebende Substanz wird bei ihrer Lösung in Leim verwandelt, und der letztere verliert seine Eigenschaft zu gelatiniren.

4) Die in Wasser oder verdünnter Säure löslichen Salze (ebenso Metalle und Metalloxyde) werden im Magen gelöst, soweit sie nicht schon

*) Tiedemann und Gmelin, die Verdauung nach Versuchen, 1826. Frerichs, Art. Verdauung im physiol. Handwörterb. Nasse, Arch. f. wiss. Heilkunde, Bd. 4. Wistinghausen, experimenta quaedam endosmotica. Dissert. Dorpat 1851. (Wieder abgedruckt in du Bois' und Reichert's Archiv, 1873.)

gelöst aufgenommen werden. Eine Zersetzung erfahren die kohlensauren Salze, deren Kohlensäure im Magen frei wird, und deren Basis sich hier mit der freien Säure verbindet.

Die Beziehung der Hauptnahrungsstoffe zu den Verdauungssecreten können wir demnach schliesslich in folgendem Schema zusammenfassen:



II. Die Aufsaugung und Blutbildung.

Als Aufsaugung oder Resorption bezeichnet man jede Ueberführung von Stoffen in das Blut, welche von den verschiedenen Geweben, Oberflächen oder Höhlen des Körpers aus stattfindet (§. 30, S. 146). Der wichtigste, auf die Blutbildung einflussreichste dieser Vorgänge ist die Resorption aus dem Verdauungscanal. Ausserdem findet vorzugsweise vom Bindegewebe und von den serösen Höhlen aus Aufsaugung statt: die hier resorbirten Flüssigkeiten stammen aber selbst aus dem Blute, sie sind Transsudate des Blutes, in das sie in Folge der Resorption wieder zurückkehren. In geringem Grade ist endlich die äussere Haut zur Aufsaugung befähigt.

Die Physiologie der Resorption setzt die Kenntniss

1) der Resorptionswege oder des anatomischen Substrats der Aufsaugungsprocesse voraus; daran schliesst sich die Untersuchung

2) der Resorptionsvorgänge, welche wir in zwei Gruppen trennen, in jene Vorgänge nämlich, durch welche das Blut neue Stoffe aufnimmt (Resorption aus dem Darm), und in jene, durch welche Transsudate des Blutes wieder in dasselbe zurückgeführt werden (Resorption aus den Geweben und den geschlossenen Körperhöhlen). Endlich betrachten wir

3) die resorbirten Flüssigkeiten (Chylus und Lymphe) und ihre Veränderungen.

1. Die Resorptionswege.

Die Resorptionswege bestehen 1) aus den Parenchymlücken und Porencanälen, welche alle Gewebe, vorzugsweise aber die Bindesubstanz, durchziehen, und in welche immer die resorbirten Flüssigkeiten zunächst

aufgenommen werden, 2) aus grösseren Abzugsröhren: solche sind theils die Blutcapillaren, welche durch Aufnahme in den Parenchymlücken befindlicher Stoffe die unmittelbarste Resorption vermitteln können, theils die Chylus- und Lymphgefässe. Letztere stellen ein besonderes System von Abzugsröhren dar, die in einige grössere Gefässe, die Saugaderstämme, zusammenmünden, durch welche erst nach längerer Wanderung die resorbirten Flüssigkeiten dem Blute beigemischt werden. Auf dieser Wanderung strömen Chylus und Lymphe durch besondere Organe, Darmfollikel und Lymphdrüsen, in welchen hauptsächlich die Veränderungen dieser Flüssigkeiten vor sich gehen.

§. 57. Die Parenchymlücken und Porencanäle.

Schon die physikalischen Eigenschaften der Gewebe, namentlich ihr Quellungsvermögen, nöthigten uns zu dem Schlusse, dass dieselben vielfach von mit Flüssigkeiten erfüllten Porencanälen durchzogen sind; die osmotischen Erscheinungen haben diese Vorstellung weiter bekräftigt (S. 26, 92). Da alle Gewebe wasserhaltig und imbibitionsfähig sind, so ist jene poröse Beschaffenheit als eine allgemeine Eigenschaft derselben vorauszusetzen. Aber nur in gewissen Geweben sind die interstitiellen Canäle von hinreichender Grösse, um eine ausgiebige Flüssigkeitsströmung durch sie zu ermöglichen. Hierher gehören namentlich die Epithelien und das Bindegewebe.

Unter den Epithelien sind die einschichtigen, wie das Darmepithel, die Epithelauskleidung der serösen Höhlen, zur Aufsaugung vorzugsweise geeignet; schwieriger vollzieht sich dieselbe durch mehrschichtige Epithellagen, wie die Epidermis und das Mundhöhlenepithel. Wahrscheinlich sind es hauptsächlich Zwischenräume zwischen den Epithelzellen, sei es in der Form besonderer Oeffnungen (Stomata) oder als eine weiche Kittsubstanz von geringem Widerstand, durch welche der Durchtritt der Stoffe erfolgt. An den Cylinderepithelien, namentlich des Darms, gestatten ausserdem vielleicht Oeffnungen der Zellen selber den Durchtritt nicht nur gelöster Stoffe, sondern auch kleiner ungelöster Partikeln. Dies schliesst man daraus, dass zur Zeit der Darmverdauung die Cylinderepithelien der Zotten mit von Haptogenmembranen umgebenen Fettkörnchen erfüllt scheinen. Ebenso sieht man bei der Anfüllung des Darms mit feinkörnigen Farbstoffen nicht selten Pigmentkörnchen in die Epithelcylinder eintreten. Anatomisch aber sind die Wege dieser Einwanderung noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Möglich ist es, dass die Streifen am Basalsaum der Cylinderzellen der optische Ausdruck von Porencanälen sind, welche dem Durchtritt der Stoffe dienen; möglich auch, dass die weiche Beschaffenheit jenes Saumes, namentlich sobald osmotische Kräfte wirksam werden, ein Hindurchdringen ohne gröbere präformirte Wege gestattet. Wesentlich erleichtert wird endlich der Eintritt in das Innere der Zellen dann sein, wenn während der Darmverdauung die Basalsäume ganz oder theilweise sich ablösen sollten.

Wie die Cylinderzellen, so ist auch das weiche von ihnen bedeckte Bindegewebe der Zotten zur Zeit der Verdauung mit resorbirten Stoffen erfüllt; die Fettkörnchen liegen hier in netzförmigen Maschenräumen, welche unmittelbar bis zu dem die Mitte der Zotte einnehmenden Chylusschlauch sich erstrecken. Aber auch hier sind die Wege der Durchwanderung nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Ob das hintere verjüngte Ende der Cylinderzellen offen oder nur durch eine weiche Kittsubstanz verklebt ist, oder ob nur durch die Lücken zwischen den Epithelzellen der Durchtritt erfolgt, bleibt ebenso dahingestellt wie die Frage, ob ein präformirtes Canalsystem direct in den Chylusschlauch überführt, oder ob zunächst die Stoffe in freien Gewebslücken des Bindegewebes sich ansammeln, von denen aus sie dann durch Lücken, die sich zweifellos zwischen den Zellen befinden, aus denen die Wandung des Chylusschlauches besteht (§. 58), in den letzteren gelangen.

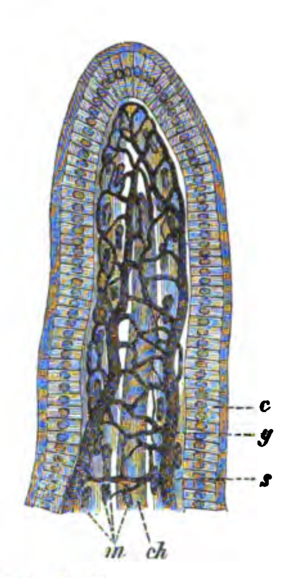


Fig. 34. Eine Darmzotte, halb schematisch, nach Leydig. ch Chylusschlauch. m Kerne glatter Muskelfaserzellen. s Schleimhautgewebe. g Gefässschlinge mit Capillarnetz. c Cylinderepithel.

Mit der Frage über die Resorptionswege im Bindegewebe der Zotten hängt diejenige über die Beschaffenheit der Porencanäle im übrigen Bindegewebe unmittelbar zusammen. Physiologische Thatsachen machen es zweifellos, dass alles Bindegewebe von Lücken und Canälen durchsetzt ist, welche einerseits mit den feinsten Lymphgefässen, anderseits mit den Blutcapillaren im Zusammenhang stehen. Dies geht namentlich aus den Beobachtungen über die Aus- und Einwanderung der geformten Elemente des Blutes und der Lymphe hervor. Die Lymphkörper des Blutes, welche, in der Regel den Wandungen der Capillaren adhärirend, amöboide Bewegungen ausführen, sind vorzugsweise an diesen Wanderungen betheiligt: ihr gewöhnlicher Weg geht, der Druckkraft des Blutes folgend, aus den Blutcapillaren in das Bindegewebe, in welchem sie als wandernde Bindegewebskörper auftreten, und von da in die Anfänge der Lymphgefässe (Waller, Cohnheim, Arnold). Den gleichen Weg können auch rothe Blutkörper nehmen (Stricker, Arnold). Ob nun aber die Räume, in welchen sich diese Formelemente bewegen, ein präformirtes Canalsystem mit besonderen Wandungen darstellen (Saftcanalsystem Virchow's), oder ob sie einfache mit Flüssigkeit erfüllte Parenchymlücken sind (Brücke, Ludwig), dies ist auch hier wieder zweifelhaft. Abgesehen von den feinen Poren und Porencanälen, mit denen alles Bindegewebe durchsetzt ist, finden sich vielfach in der lockeren Bindesubstanz der Organe grössere

Spalträume, in welchen die resorbirten Flüssigkeiten sich ansammeln, und aus welchen sie direct in abführende Lymphgefässe übergehen. Solche Spalträume sind z. B. die subcutanen Lymphsäcke des Frosches, bei den Säugethieren sind sie im Hoden (Ludwig und Tomsa), in der Niere (Ludwig und Zawarykin), in den Speicheldrüsen (Gianuzzi), in der Leber (Mac Gillavry), am Auge in dem umhüllenden Bindegewebe der Gefässe und des Sehnerven (His, Schwalbe) nachgewiesen. Diese Lymphsäcke sind stets von einem plattenförmigen Epithel überkleidet, zwischen dessen Zellen grössere Oeffnungen den Uebergang in Lymphgefässe, kleinere den Zusammenhang mit dem interstitiellen Canalnetz vermitteln. In allen diesen Beziehungen verhalten sich diese Räume vollständig analog den serösen Säcken; namentlich für einzelne der letzteren, z. B. für den Peritonealsack, für den Arachnoidealraum des Gehirns, ist ein directer Zusammenhang mit den Lymphbahnen nachgewiesen. Wahrscheinlich sind daher alle serösen Säcke als grosse Lymphräume zu betrachten.

Um den bei der Verdauung nachweisbaren Uebergang feinkörnigen Fettes in das Cylinderepithel der Zotten erklärlich zu machen, hat zuerst Brücke angenommen, die in mikroskopischen Präparaten oft zu beobachtende Ablösung des Basalsaumes sei eine physiologische Erscheinung. Als Kölliker und Funke die feinen Streifen an jenem Saume entdeckten, wurden dieselben von Kölliker als Porencanäle gedeutet, während Brücke darin die Andeutung einer Zerklüftung in Stäbchen sah. Gegen die Annahme, dass die sogenannten Becherzellen (Fig. 35, b), die hie und da zerstreut zwischen den Cylinderepithelzellen vorkommen, an der Resorption betheiligt seien, spricht der Umstand, dass diese Gebilde gerade zur Zeit der Verdauung in der Regel weniger von Fettkörnchen erfüllt sind. Für die weitere Wanderung in den Chylusschlauch hat Heidenhain den häufigen Befund von Cylinderzellen mit längeren, oft mit Anschwellungen versehenen Fortsätzen an ihrem hinteren Ende verwerthet. Er nimmt an, dass diese Fortsätze hohl sind und unmittelbar in der durchlöcherten Membran des Chylusschlauchs stecken (Fig. 36). Dieser Ansicht ist neuerdings Eimer beigetreten. Die Beobachtungen von Jul. Arnold und Thoma, welche die Resorptionswege der Schleimhäute von den Blutgefässen aus zu injiciren suchten, machten es endlich wahrscheinlich, dass die Kittleisten zwischen den Epithelzellen die Hauptwege für den Durchtritt der Stoffe darstellen. Arnold konnte bei getödteten Fröschen immer nur diese interstitiellen Räume mit Farbstoffen füllen, und zu demselben Resultate gelangte Thoma, als er in das Blut lebender Frösche eine Lösung von indigschwefelsaurem Natron einspritzte*).

Viele Physiologen, vor Allen Brücke und Ludwig, setzen mit den älteren Anatomen voraus, dass die peripherische Lymphe sich überall in Parenchymlücken des Bindegewebes befinde, welche offen mit den Anfängen der Lymphgefässe communiciren; ebenso enthält nach ihnen das Zottengewebe zwischen den Cylinderzellen und dem Chylusschlauch keine präformirten Canäle, sondern

*) Brücke, Denkschr. der Wiener Akad., Bd. 6, 9 und 10. Heidenhain, Moleschott's Untersuchungen Bd. 4. Kölliker, Gewebelehre 5. Aufl. Eimer, Virchow's Archiv B. 48. Arnold, ebend. Bd. 64. Die Discussion über die Becherzellen s. ebend. Bd. 37 u. f.

wechselnde Lücken ohne selbständige Wandungen. Dagegen hat Virchow zuerst die Bindegewebskörper und ihre Ausläufer sowie die nach seiner Auffassung aus den Bindegewebskörpern hervorgegangenen elastischen Fasern als ein Canalsystem für die Bewegung der Ernährungssäfte geschildert. Diese, längere Zeit fast allgemein adoptirte, Anschauung ist durch die Entdeckung der wandernden Bindegewebskörper (Recklinghausen) und sodann durch die schon früher von Waller beobachteten, aber erst durch Cohnheim, Stricker, Jul. Arnold zu grösserer Beachtung gekommenen Erscheinungen der sog. Diapedesis, d. h. des Austretens der Blutkörper, namentlich der farblosen, modificirt worden. Recklinghausen nahm an, dass die Bindegewebszellen nicht durch ihre Membran mit dem Saftcanalsystem zusammenhingen, sondern dass sie selbst in demselben sich bewegten und nichts anderes als ausgewanderte Lymphkörper seien. Auf die Selbständigkeit des Saftcanalsystems schloss R. namentlich aus den regelmässigen Bildern, welche entstehen, wenn man Bindegewebe mit verdünnter Silberlösung behandelt. Von manchen Seiten hat man diese Silberbilder als Kunstproducte angesehen (Schweigger-Seidel, Robinsky), es hat



Fig. 35. Cylinderepithelzellen, zum Theil mit sich ablösendem und in Stäbchen zerfallendem Basalsaum. b Becherzelle.

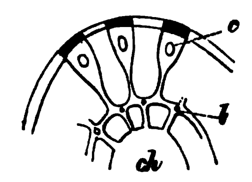


Fig. 36. Schema der Resorptionswege der Zotte nach Heidenhain. ch Chylusschlauch, c Cylinderepithelzellen, b Bindegewebszellen mit ihren Ausläufern.

jedoch Arnold an der Froschzunge gefunden, dass bei der Diapedesis, welche nach Umschnürung einer Vene eintritt, die rothen Blutkörper regelmässig die zuvor durch die Silberreduction im Bindegewebe kenntlich gewordenen Wege einschlagen. Ferner ist es keinem Zweifel unterworfen, dass gewisse Bindesubstanzgewebe, nämlich der Knochen und die Hornhaut, von einem feinen Canalnetz durchzogen sind, in dessen Erweiterungen die Knochen- und Hornhautzellen liegen. Diese Zellen können sich, wie Rollett an der mit Inductionsschlägen behandelten Hornhaut gezeigt hat, von den Wandungen der Hohlräume, in denen sie sich befinden, zurückziehen, so dass die Vermuthung, sie seien sammt ihren Ausläufern mit der Grundsubstanz verwachsen (His), nicht haltbar ist. In der Sehne liegen nach Boll und Ranvier abgeplattete solide Zellen reihenweise zwischen den Sehnenbündeln angeordnet; sie sind mit Fortsätzen versehen, welche in elastische Fasern übergehen. Wahrscheinlich sind diese Sehnenplatten und ihre Ausläufer, ähnlich den Hornhaut-, Knorpel- und Knochenkörpern, in Aushöhlungen der Grundsubstanz gelegen *).

*) v. Recklinghausen, die Lymphgefässe, 1862. Cohnheim, Virchow's Archiv Bd. 40. Arnold, ebend. Bd. 58 u. 62. Rollett, Stricker's Gewebelehre (Art. Bindegewebe, Hornhaut). Boll, Archiv f. mikr. Anat. Bd. 7. Waldeyer, ebend. Bd. 11. Ranvier, arch. de physiol., 1874.

§. 58. Die Abzugsröhren.

Als Abzugsröhren für die resorbirten Flüssigkeiten müssen sowohl die Blutcapillaren wie die Lymphgefässe bezeichnet werden. Die letzteren sind zwar vorzugsweise an der Abfuhr, sowohl der Producte der Darmverdauung wie der interstitiellen Transsudate, betheiligt, da der höhere Druck, unter welchem das Blut steht, eine Aufnahme in dasselbe erschwert. Nichtsdestoweniger ist es zweifellos, dass auch die Blutcapillaren von den in der Darmschleimhaut und im Bindegewebe sie umspülenden Flüssigkeiten aufnehmen; und nachdem dies geschehen ist, vollzieht sich durch sie wegen der grösseren Geschwindigkeit des Blutstroms die Aufsaugung mit ungleich grösserer Geschwindigkeit als durch die Lymphgefässe.

Die Blutcapillaren ermöglichen durch die weiche protoplasmatische Beschaffenheit ihrer aus Zellen bestehenden Wandung (S. 20) einen Austausch ihres flüssigen Inhaltes mit der Umgebung und sogar den Durchtritt kleiner körperlicher Elemente; besondere Oeffnungen sind an denselben nicht nachgewiesen. Im Darmrohr sind die Capillargefässe durch das oberflächliche Netz, das sie bilden, dem Eintritt von Stoffen leicht zugänglich. Zu einer Gruppe schlauchförmiger Drüsen, Labdrüsen und Lieberkühn'scher Drüsen, tritt aus dem submucösen Bindegewebe hervor ein Arterienstämmchen, dieses löst sich an der Basis der Drüsenschläuche unter gabeliger Spaltung in Capillaren auf, die zwischen den einzelnen Schläuchen verlaufen, und geht endlich an der Oberfläche in ein die Drüsenmündungen umspinnendes Netzwerk über, aus welchem die abführende Vene entspringt (Fig. 37). Während die Absonderung des Verdauungssaftes vorzugsweise durch die zwischen den Drüsenschläuchen verlaufenden Capillaren vermittelt wird, betheiligt sich das Netzwerk der Oberfläche an der Aufsaugung der Verdauungsproducte, die von hier aus unmittelbar in die Vene geleitet werden. Im Dünndarme wird durch das Vorhandensein der Zotten die Vertheilung der Gefässe insofern abgeändert, als hier neben dem die Drüsenschläuche umspinnenden Capillarnetz ein zweites existirt, welches durch den Eintritt eines Haargefässes in eine jede Zotte entsteht. (S. Fig. 34 S. 242.)



Fig. 37. Verzweigung der Blutgefässe des Dickdarms, nach Kölliker. a Arterienstämmchen, n Capillarnetz, v Vene.

Die Lymphcapillaren gleichen in ihrem Bau den Blutcapillaren; sie bestehen aus einer weichen, scheinbar structurlosen Wandung, welche aber bei geeigneter Behandlung (mit Silbersalpeter) aus Zellen gebildet

erscheint. Doch ist ihre Verbreitung eine unregelmässigere, und vielfach erweitern sie sich zu lacunären Bahnen (Lymphsäcken), welche manchmal Blutgefässe oder Parenchymtheile der Organe scheidenartig umhüllen (s. §. 57). Der Chylusschlauch der Zotten ist einfach eine sackförmige Lymphcapillare, die nur durch die sie umgebenden glatten Muskelfaserzellen ausgezeichnet ist. Im Verhältniss zu den Blutcapillaren sind die Lymphcapillaren im Allgemeinen tiefer in die Gewebe eingelagert, so z. B. auch in den Zotten. Die Beschaffenheit der grösseren Lymphgefässe schliesst vollkommen derjenigen kleiner Venen sich an. Sie bestehen aus einer innern elastischen Haut, aus einer mittleren, mit Muskelzellen versehenen Bindegewebslage und aus einem äusseren lockeren Bindegewebe. Die elastische Haut bildet zahlreiche Klappen, die dem Inhalt nur die Bewegung von den Aesten nach den Stämmen gestatten. Hinter dem Pankreas und auf dem obern Theil der Bauchaorta sammeln sich endlich die Stämmchen der Chylusgefässe und bilden mit zahlreichen hier liegenden Lymphdrüsen ein Geflecht, aus dem ein grösserer Stamm, der Eingeweidestamm des Milchbrustgangs, hervorgeht. Der Milchbrustgang wird durch den Zusammenfluss jenes gemeinsamen Stamms der Chylusgefässe mit Lymphgefässen gebildet, welche aus dem grössten Theil des Körpers die Lymphe aufsammeln, um sie gemeinsam mit dem Chylus in dem Milchbrustgang der linken Schlüsselbeinvene zuzuführen; nur ein kleiner Theil der Lymphgefässe, nämlich derjenige, welcher die Lymphe aus der rechten Seite des Kopfes und Halses, dem rechten Arm, der rechten Brustwand und der rechten Lunge sammelt, mündet in die rechte Schlüsselbeinvene, meist ebenfalls mit einem gemeinsamen Stamm, ein. Somit bilden die Chylusgefässe nur einen besonderen Bezirk des ganzen Lymphgefässsystems.



Fig. 88. Ein Darmfollikel.

In das System der Lymphgefässe finden sich zahlreiche kleinere und grössere Organe eingeschoben, in welchen die Lymphe ein eigenthümliches von Blutgefässen durchzogenes Maschengewebe umspült, während in der Regel sich die Lymphbahn beträchtlich erweitert und somit der Lymphstrom verlangsamt. Diese Organe sind die Darmfollikel und die Lymphdrüsen.

Die Darmfollikel (die s. g. solitären und Peyer'schen Drüsen) sind die einfacheren unter diesen Gebilden; sie sind gewissermassen elementare Lymphdrüsen, in den unteren Schichten der Darmschleimhaut an zottenfreien Stellen gelegen. Jeder Follikel besteht aus einer Bindegewebskapsel, von welcher aus ein Fächergerüste von Bindegewebsfasern in die Follikelhöhle sich fortsetzt. Dieses Maschenwerk hat man als adenoïdes (drüsenartiges) oder cytogenes Gewebe bezeichnet (His, Kölliker). Dasselbe ist der Träger eines Haargefässnetzes. In den Maschenräumen findet man Lymphzellen und zuweilen Molecularkörner und Fettkügelchen.

Die Oberfläche des Follikels ist von Lymphgefässen und zuweilen von grösseren Lymphspalten umgeben.

In complicirterer Form tritt das adenoïde Gewebe in den Lymphdrüsen auf. An jeder Lymphdrüse unterscheidet man Rinden- und Marksubstanz. Die erstere besitzt ein körniges Ansehen, indem sie aus zahlreichen Alveolen oder Follikeln besteht, die vollständig wie die Darmfollikel gebildet sind. Zwischen die Alveolen dringen von der Oberfläche aus Fortsetzungen der Bindegewebskapsel; zwischen diesen Scheidewänden und den Alveolen bleiben aber freie Räume, welche von Epithelzellen ausgekleidet sind, und in welche die von der Oberfläche aus eintretenden Lymphgefässe münden: auch diese Umhüllungsräume sind von einem Reticulum aus adenoïdem Gewebe durchzogen. Die Marksubstanz besitzt dieselbe Structur, nur treten an die Stelle der runden Alveolen der Rinde

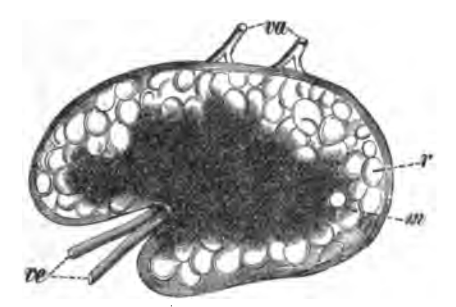


Fig. 39. Durchschnitt einer Lymphdrüse bei schwacher Vergrösserung. r Rindensubstanz, m Marksubstanz, va eintretende, ve austretende Lymphgefässe.

röhrenförmige, zum Theil verzweigte Follikel. Diese communiciren mit den Alveolen der Rinde, ebenso stehen mit den Umhüllungsräumen der Rinde solche des Markes in Verbindung, welche dann in die ausführenden Lymphgefässe übergehen.

Die früher für absondernde Drüsen gehaltenen Darmfollikel sind zuerst von Brücke als elementare Lymphdrüsen angesprochen worden. Die schwierigen Structurverhältnisse der Lymphdrüsen selber sind hauptsächlich durch die Arbeiten von His und Frey aufgehellt. Doch liegen manche Punkte noch im Dunkeln: so namentlich die Verbindung der Follikel mit den Umhüllungsräumen. Dass eine Communication existirt, ist zweifellos, da sich zahlreiche Lymphkörper in den Follikeln vorfinden und man daher wohl mit Recht die letzteren als Hauptbildungsstätten der geformten Elemente der Lymphe betrachtet. Wahrscheinlich wird die Communication nur durch kleinere Parenchymlücken vermittelt. Der Weg, den die Lymphe in den Drüsen nimmt, führt wohl in der Regel nur durch die Umhüllungsräume, zuerst in die der Rinde, dann des Marks und von da nach aussen. Es kann aber auch ein Theil der Lymphe aus den Umhüllungsräumen in die Alveolen eindringen, hier wird er dann eine längere Zeit stagniren, um an einem andern Ort wieder in Umhüllungsräume auszutreten, bereichert mit neu gebildeten Lymphkörpern. Da übrigens auch die Umhüllungsräume von

adenoïdem Gewebe durchzogen sind, so wird in ihrem Reticulum ebenfalls Bildung von Lymphkörpern stattfinden *).

Die Erforschung des Baues der Lymphdrüsen gehört zu den schwierigsten Aufgaben der feineren Anatomie, daher auch bis jetzt die Ansichten über diesen Gegenstand noch keineswegs sich geeinigt haben. Früher hielt man die Lymphdrüsen bloss für Geflechte von Lymph- und Blutgefässen. Die Alveolen wurden von Malpighi entdeckt, der sogleich die Ansicht äusserte, dass die vasa efferentia durch diese Erweiterungen mit einander communicirten. Ludwig und Noll erwiesen durch Injectionen den directen Zusammenhang der Alveolen mit den Lymphgefässen. Dagegen waren noch Brücke und Donders geneigt anzunehmen, dass die Lymphgefässe bloss die Alveolen umspinnen. Kölliker entdeckte die interalveolären Gewebslücken und wies nach, dass die vasa efferentia immer aus der Marksubstanz kommen. Die Kenntniss des eigenthümlichen Verhaltens der Lymphröhren in der letzteren verdanken wir den Arbeiten von Frey und His.

Ausser in den Darmfollikeln und Lymphdrüsen findet sich adenoïdes Gewebe noch an mehreren Orten im Körper: so in den sog. Blutgefässdrüsen, im Knochenmark; auch das Gewebe der Schleimhäute, namentlich der Darmzotten, rechnet His zur adenoïden Form. Jedenfalls zeigen Milz und Thymus grosse Structurverwandtschaft mit den Lymphdrüsen. Immerhin scheinen sie sich von den letzteren dadurch zu unterscheiden, dass aus ihnen nur abführende Lymphcanäle entspringen, während mächtige Blutcanäle zu- und abtreten. Sie erscheinen daher mehr als Organe der Blutmetamorphose denn als Umwandlungsorgane von Chylus und Lymphe, wir werden sie aus diesem Grunde in der Physiologie der Blutveränderungen (§. 75) betrachten. Das Knochenmark aber werden wir als die, wie es scheint, wichtigste Umwandlungsstätte der Lymphkörper in Blutkörper in der Physiologie der Blutbildung (§. 63) kennen lernen.

2. Die Resorptionsvorgänge.

§. 59. Resorption der Nahrungsstoffe.

Die Nahrungsstoffe werden im Darmcanal von den Blut- und Chylusgefässen aufgenommen. Die Aufsaugung durch die Blutgefässe geschieht in der ganzen Länge des Darmrohrs, den Magen mit eingeschlossen, ziemlich gleichmässig; sie vollzieht sich durch die Haargefässnetze, welche die Mündungen der Schlauchdrüsen umspinnen, und welche in das Innere der Zotten eindringen. Die Aufsaugung durch die Chylusgefässe geschieht vorwiegend im Dünndarm. In dem letzteren sind die Zotten die wichtigsten Resorptionsstätten. Durch die in ihnen enthaltene Schichte glatter Muskelfasern besitzen sie Contractilität. Indem nun während der Verdauung die

*) Brücke, Denkschr. der Wiener Akademie, Bd. 2, Sitzungsber. Bd. 15. Teichmann, das Saugadersystem, 1861. Frey, über die Lymphdrüsen, 1861. His, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 11—15. Bizzozero, Moleschott's Untersuchungen, XI.

Zotten abwechselnd sich zusammenziehen und wieder erschlaffen, so entleeren sie sich dadurch gegen die abführenden Gefässe und füllen sich wieder vom Darm aus. Bei jeder Contraction werden Chylus und Blut, die in der Zotte enthalten sind, nach den Chylus- und Blutgefässen fortbewegt, bei jeder Wiederverlängerung wird Flüssigkeit aus dem Darm in die entleerte Zotte eingesaugt (Brücke). Die Zotten unterstützen also durch ihre Bewegungen ebensowohl die Fortbewegung der resorbirten Stoffe wie die Resorption selber. In Folge dieser mechanischen Verhältnisse ist die Aufsaugung keine blosse Osmose, sondern ein aus Filtration und Osmose gemischter Vorgang. Da wir nämlich jede Bewegung von Flüssigkeiten durch thierische Membranen, welche durch Druckunterschiede bewirkt oder unterstützt wird, Filtration nennen, so wird auch die Resorption durch die Zotten, sowohl durch die Chylus- wie die Blutcapillaren derselben, im Allgemeinen als Filtration zu bezeichnen sein, während durch die Blutcapillaren der übrigen Magen- und Darmschleimhaut, auf die solche mechanische Kräfte nicht wirken, bloss Osmose stattfindet. Aus diesen Verhältnissen ergeben sich nothwendig die Verschiedenheiten in der Aufsaugung der einzelnen Nahrungsstoffe. Leicht diffundirbare Flüssigkeiten, Wasser, Lösungen von Zucker und Salzen, auch Peptone, werden ohne Schwierigkeit schon durch das Capillarnetz des Magens resorbirt. Schwer diffundirbare Stoffe dagegen, wie die Fette und die meisten Eiweisskörper, bedürfen der besonderen mechanischen Veranstaltungen, wie sie in den Zotten gegeben sind, um in grösserer Menge aufgenommen zu werden. Hier ist wieder durch die Structur der Zotte vorzugsweise die Aufnahme in das centrale Chylusgefäss erleichtert; immerhin wird bei der weichen, selbst für körperliche Partikel leicht permeabeln Beschaffenheit der Blutcapillarwand ein Theil der Stoffe auch in die Blutgefässe gelangen. Dies bestätigt in der That die Beobachtung. Leicht diffundirbare Flüssigkeiten, z. B. Wasser, werden zu einem grossen Theil schon im Magen weggeführt. Die schwerer diffundirende Nährlösung gelangt der Hauptsache nach erst im Darm zur Resorption, und der Chylus führt hier immer den Haupttheil, namentlich Eiweiss und Fett, hinweg; dennoch wird auch der Gehalt des Pfortaderblutes an festen Bestandtheilen, selbst an Fett, während der Verdauung vermehrt gefunden. Im Dickdarm ist die Resorption eine sehr langsame; doch können auch hier noch lösliches Eiweiss und Fett aufgenommen werden.

Ueber die Resorption der einzelnen Nahrungsstoffe ist im wesentlichen Folgendes ermittelt.

1) Kohlehydrate und Salze. Unter den Kohlehydraten kommt fast nur der Traubenzucker (nebst den ihm verwandten Glycosearten) in Betracht, da sowohl die andern ernährungsfähigen Kohlehydrate wie zum Theil die übrigen Zuckerarten (Rohr- und Milchzucker) vor ihrer Resorption in Glycose übergehen. Die in einer bestimmten Zeit resorbirte Zuckermenge steht in directem Verhältniss zu der Concentration der Lösung; bleibt der

Zucker längere Zeit mit der Darmoberfläche in Berührung, so nimmt die Resorption allmälig ab. Von dem resorbirten Zucker lassen sowohl in dem Chylus als in dem Blute nur geringe Mengen sich nachweisen, und die Zuckerzufuhr muss unverhältnissmässig bedeutend sein, bis unveränderter Zucker durch die Nieren ausgeschieden wird (Lehmann u. v. Becker) *). Milchsäure und Buttersäure, in die ein Theil des Zuckers übergeht, sind ohne Zweifel, da sie negative Osmose zeigen, sehr leicht resorbirbar; doch existiren hierüber keine Versuche.

Die löslichen Salze, wie z. B. Kochsalz, verhalten sich ähnlich, falls ihr osmotisches Aequivalent nicht ein sehr bedeutendes ist. Im letzteren Falle werden sie nur spurweise aufgenommen und bewirken dagegen eine reichliche Wasserausscheidung aus dem Blute: so Glaubersalz, Bittersalz u. a., welche diesem Umstand ihre Wirkung als Laxantien verdanken **).

2) Fette. Die Resorption der Fette findet in erheblichen Mengen nur im Dünndarm statt, da nur hier durch die Structurverhältnisse der Zotten (S. 242) sowie durch die Wirkungen des Bauchspeichels und der Galle (S. 231 u. 237) die Aufnahme emulsionirten Fettes ermöglicht wird. Dies bestätigt die mikroskopische Beobachtung, welche nach Fettfütterung das Epithel, den Chylusschlauch und das ganze Parenchym der Zotten von Fettkörnchen erfüllt findet. Ebenso konnte man in den Blutcapillaren Fettkörnchen nachweisen (Bruch). Sowohl diese Beobachtungen wie die Thatsache, dass der Chylus (und auch das Pfortaderblut) fast nur neutrale Fette enthält, machen es zweifellos, dass der grösste Theil des Fettes chemisch unverändert, aber in Gestalt einer feinen Emulsion resorbirt wird. Immerhin scheint ein kleiner Theil auch in Form der (vorzüglich durch die Wirkung des Bauchspeichels entstandenen) Fettseifen aufgenommen zu werden, da solche in geringer Menge im Chylus sich nachweisen lassen. Die Grösse der Fettresorption ist bei jedem Organismus eine sehr constante, da ein gewisses Quantum Fett, sobald man genügende Mengen von aussen zuführt, leicht resorbirt, aber auch bei gebotenem Ueberschuss nicht überschritten wird. So fanden Bidder und Schmidt die auf 1 Kilogr. Katze resorbirte Fettmenge bei verschiedenen Ernährungsweisen stündlich = 0,6 Grm. ***)

3) Eiweisskörper und Peptone. Vermöge ihrer leichten Diffundir- und Filtrirbarkeit werden die Peptone ziemlich rasch resorbirt. Viel unvollkommener ist die Aufsaugung der genuinen Eiweisskörper, die nur schwer diffundiren und filtriren. Immerhin werden sie in geringen Mengen

*) Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 3. v. Becker, Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 5.

**) Buchheim, Arch. f. phys. Heilk. 1854.

***) Bruch, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 4. Funke, ebend. Bd. 6. Bidder u. Schmidt, Verdauungssäfte und Stoffwechsel. Radziejewsky, Virchow's Archiv Bd. 43.

ohne Zweifel aufgenommen, da die gelösten Albuminmodificationen bei den im Darm gegebenen Einrichtungen mindestens ebenso leicht wie die neutralen Fette in die Resorptionswege gelangen können. Ausserdem wird die Annahme einer directen Eiweissresorption theils durch die grossen Eiweissmengen, die man namentlich nach reichlichem Caseïngenuss im Darmchylus der Thiere findet (Brücke), theils durch die Beobachtung unterstützt, dass in den Dickdarm gebrachte Eiweisslösungen resorbirt werden können (Voit und Bauer). Doch ist die Resorption der Peptone jedenfalls der wichtigste Factor der Eiweissernährung. Dagegen ist die Annahme, dass die Peptone irgendwo (vielleicht in Leber, Milz, Lymphdrüsen) wieder in Eiweisskörper zurückverwandelt werden sollen, um dann erst der Gewebebildung und den übrigen Zwecken des Eiweissverbrauchs zu dienen, insofern durchaus hypothetisch, als eine derartige Rückverwandlung bis jetzt nicht direct nachgewiesen ist.

Die geläufige Theorie der Eiweissverdauung, wie sie namentlich von Mulder und Lehmann ausgebildet worden, setzt den ganzen Zweck der Verdauungsarbeit in die Herstellung leicht diffundirbarer Verdauungsproducte: nachdem dieser Zweck erfüllt ist, nach der Aufnahme in Chylus und Blut, sollen sich die genuinen Eiweisskörper restituiren. Diese Theorie hat nur insofern die Analogie der übrigen Verdauungsprocesse (Stärke-, Fettverdauung) für sich, als auf die Herstellung leicht resorbirbarer Formen überall die Verdauungsarbeit gerichtet ist. Unzweifelhaft wird ja auch, selbst wenn die Möglichkeit einer Resorption des genuinen Eiweisses zugegeben wird, in der Form Pepton + Eiweiss weit mehr N-haltige Substanz resorbirt, als wenn kein Pepton gebildet würde. Dagegen ist durchaus nicht erwiesen, wie es die ältere Theorie annimmt, dass die N-haltige Substanz, um für die Ernährung verwerthbar zu sein, durchaus wieder in genuines Eiweiss zurückverwandelt werden müsse. Das Eiweiss unserer Nahrung dient nur theilweise zum Wiederersatz des Eiweisses der Gewebe, ein anderer Theil verfällt ohne Zweifel der weiteren Zersetzung (Spaltung in N-haltige und N-freie Substanz u. s. w.), ehe er einen Bestandtheil der Gewebe gebildet hat. Nun wird zwar das Eiweiss der Gewebe nur aus eiweissartigen Körpern sich bilden können, hierzu aber könnten vielleicht die in ursprünglicher Form resorbirten Albuminate ausreichen. Leimgebende Substanzen, Lecithin, Fett, N-haltige Excretionsstoffe u. s. w. werden aber möglicher Weise leichter direct aus Peptonen als aus Eiweiss gebildet. Dann müsste also die Peptonbildung, ganz ähnlich wie die Zuckerbildung aus Stärke, nicht als ein Process, der seiner Wiederumkehr harrt, sondern als das erste Glied derjenigen Veränderungen angesehen werden, welche das der Bildung von Albuminderivaten oder dem Verbrauch unterworfene Eiweiss erfährt. Uebrigens muss zugegeben werden, dass zureichende positive Beweise weder für die eine noch für die andere dieser Peptontheorieen bis jetzt vorliegen. Ferner sind jedenfalls nicht alle flüssigen Eiweissstoffe zur Resorption geeignet, so namentlich nicht das ausserordentlich schwer filtrirende Hühnereiweiss. Voit und Bauer fanden aber, dass auch dieses durch Kochsalzzusatz resorbirbar wird. Ihre Resultate sind von Eichhorst bestätigt worden. Derselbe fand ausser Hühnereiweiss auch Serumalbumin, gelöstes und festes Syntonin, festes Fibrin und Myosin unresorbirbar, während natürliches und künstliches

Caseïn sowie gelöstes Myosin rasch aus dem Dickdarm verschwanden. Czerny und Latschenberger schliessen aus Beobachtungen an einem mit einer Dickdarmfistel behafteten Menschen, dass die Resorptionsgrösse für Eiweiss im ganzen Dickdarm höchstens 6 Grm. täglich beträgt. Leube brachte bei Kranken dadurch grössere Mengen zur Resorption, dass er die in den Mastdarm geführte Nahrung mit zerhacktem Pankreas mischte, wodurch die Ueberführung des Eiweisses in Pepton ermöglicht wurde *).

§. 60. Resorption der Transsudate.

Wie die Chylusgefässe die Ernährungsflüssigkeit aus dem Darm, so nehmen die übrigen Lymphgefässe die aus dem Blut in die sämmtlichen Organe transsudirten Ernährungsflüssigkeiten aus den Gewebslücken dieser Organe auf. Hierbei geht neben dem Ueberschuss an Ernährungsstoffen auch ein Theil der gebildeten Zersetzungsproducte in die Lymphgefässe über. Es sind hiernach die letzteren in jeder Beziehung als Organe zu betrachten, die dem Venensystem beigeordnet sind. Ein Theil der nach dem Verbrauch der Gewebe übrig gebliebenen und aus der Zersetzung derselben hervorgegangenen Stoffe tritt durch die Haargefässe unmittelbar in die Venen über, ein anderer wird erst von den Lymphgefässen aufgenommen und kehrt dann später als Lymphe in das Venensystem zurück. Es ist wahrscheinlich, dass die Lymphe während ihrer langsamen Bewegung durch das interstitielle Canalsystem, bei der sie unmittelbarer als das Blut mit den Geweben in Berührung tritt, bei der Ernährung der letzteren eine wesentliche Rolle spielt. Insbesondere scheint ihr eine solche bei der Bereitung der Drüsensecrete zuzufallen, da jedenfalls in den meisten, vielleicht in allen Drüsen das secernirende Parenchym zunächst von Lymphräumen umgeben ist. Zunächst gelangt daher die aus dem Blut transsudirte Flüssigkeit in die Gewebsspalten, erst aus der hier ausgeschiedenen Lymphe bereiten die Secretionszellen ihre Absonderungen. Dieser wichtigen Bedeutung der Lymphe für die Ernährung und für die Bereitung der Secrete entspricht auch die Thatsache, dass sie in grösserer Menge als das Venenblut zersetzte Bestandtheile aus den Geweben hinwegführt (s. §. 61).

Die Lymphgefässe können nicht nur den Ueberschuss der durch das Blut ausgeschiedenen Ernährungsstoffe nebst einem Theil der Zersetzungsstoffe der Organe in das Blut wieder zurückführen, sondern sie nehmen überhaupt gelöste oder lösliche Stoffe, die in die Lymphräume gelangen, auf und leiten sie in das Blut über. So können namentlich Gifte, die in Wunden gebracht sind, von den Lymphgefässen aufgenommen werden und allgemeine Vergiftungserscheinungen veranlassen. Wegen der lang-

---

*) Mulder, Arch. f. Holl. Beitr. Bd. 2. Brücke, Wiener Sitzungsber. Bd. 59. Voit u. Bauer, Ztschr. f. Biologie Bd. 5. Eichhorst, Pflüger's Archiv Bd. 4. Czerny u. Latschenberger, Virchow's Archiv Bd. 59. Leube, Deutsches Archiv f. klin. Med. Bd. 10.

samen Bewegung der Lymphe verfliesst hierbei eine beträchtlich längere Zeit, als wenn die Stoffe in die Blutgefässe dringen und durch die Venen aufgesaugt werden.

Magendie hat zuerst nachgewiesen, dass, wenn man sämmtliche Lymphgefässe eines Theils unterbindet, trotzdem Gifte, die unterhalb der Unterbindungsstelle unter die Haut gebracht werden, noch eine tödtliche Wirkung äussern, und zwar treten die Vergiftungserscheinungen mit ebenso grosser Geschwindigkeit auf, als wenn die Lymphgefässe nicht unterbunden sind. Magendie vermuthete daher, dass nur durch die Blutgefässe Resorption stattfinde, und dieser Schluss schien sich zu bestätigen, als Emmert, Henle, Dusch u. A. nach Unterbindung der Blutgefässe keine Vergiftung durch Narcotica mehr unterhalb der Unterbindungsstelle bewirken konnten. Dabei war aber übersehen, dass nach Unterbindung der Blutgefässe die Absonderung in die Lymphräume und damit eine bei der Fortbewegung der Lymphe wesentlich mitwirkende Kraft aufhört. Trotzdem beobachtet man selbst von solchen der Blutcirculation beraubten Stellen aus noch eine, wenn auch viel später eintretende, Vergiftung. Im Allgemeinen üben Gifte, wenn man sie durch subcutane Injection in das Bindegewebe, in Lymphsäcke oder seröse Höhlen bringt, rascher und in höherem Grade ihre schädlichen Wirkungen aus als bei der Einführung in den Darm. Dies hat darin seinen Grund, dass sie von jenen Orten aus sehr schnell und unvermengt in das Blut eintreten. Bei manchen Giften kommt hinzu, dass sie durch die chemischen Processe im Verdauungscanal mehr oder weniger zerstört werden. Dies gilt z. B. von den putriden Giften und dem Schlangengift, welche ihre Wirksamkeit in ihnen vorhandenen Fermenten verdanken, die nicht unverändert resorbirt werden. Bernard hat einen Versuch angegeben, der dies sehr schön illustrirt: bringt man einem Thier rasch nach einander Amygdalin und Emulsin in den Darm, so tritt durch die sich entwickelnde Blausäure der Tod ein, ebenso wenn man Amygdalin in den Darm und Emulsin direct in das Blut bringt, da ersteres unverändert resorbirt wird. Bringt man dagegen Emulsin in den Darm und Amygdalin in das Blut, so bleiben die Vergiftungserscheinungen aus, weil das Emulsinferment durch die Verdauung zerstört wird. Eine Zeit lang hielt man auch das Curare für ein Gift, das nur direct vom Blut oder von den Lymphräumen aus giftig sei; dies ist aber nicht richtig, nur sind, um mit Curare vom Darm aus zu vergiften, bedeutend grössere Dosen erforderlich *).

Aufsaugung durch die unverletzte Oberhaut. Ob durch die unversehrte äussere Haut gelöste Stoffe resorbirt werden können, ist eine mehrfach discutirte Frage. Fest steht jedenfalls, dass eine solche Resorption, wenn sie stattfindet, nur äusserst gering ist und erst nach einer sehr lange dauernden Einwirkung der betreffenden Flüssigkeit oder aber dann möglich wird, wenn die zu resorbirenden Stoffe in sehr feiner Vertheilung oder gelöst in flüchtigen Lösungsmitteln mit der Haut in Berührung kommen. Lehmann, Kletzinsky, Ritter u. A. sahen beim Menschen Lösungen von Blutlaugensalz, Jodkalium und andern leicht diffundirbaren Stoffen nicht in merklicher Menge durch die Haut treten. Dagegen hat Chrzonszewsky bei Thieren

---

*) Bernard, leçons de physiol. 1855. Kölliker, Virchow's Archiv Bd. 10.

Resorption von Giften (Strychnin, Nicotin u. s. w.) durch die Haut beobachtet; auch beim Menschen sah er nach einem längeren Sitzbad in Digitalisinfus die Digitaliswirkung eintreten. Leichter scheinen manche Stoffe, wie Jodkalium, dann durch die Epidermis zu dringen, wenn sie in Salbenform eingerieben, oder aber, wenn sie nach Röhrig in einer Lösung von Aether, Chloroform oder Alkohol auf die Haut gebracht werden. Ebenso sind leichtflüchtige Stoffe, wie Terpentinöl, Campheröl, Coniin, schon für sich resorbirbar. Andere, wie Jodkalium, Blutlaugensalz, können resorbirbar gemacht werden, wenn man sie durch einen Zerstäubungsapparat mit Wasserdämpfen gemengt auf die Haut bringt. In allen Fällen sind es wohl vorzugsweise oder ausschliesslich die Schweissdrüsen, welche die Resorption vermitteln *).

3. Die resorbirten Säfte und ihre Veränderungen.

§. 61. Chylus und Lymphe.

1) Gemeinsame Eigenschaften beider Flüssigkeiten. Chylus und Lymphe sind Flüssigkeiten von wesentlich ähnlicher Zusammensetzung. Beide enthalten in einer mehr oder minder klaren Flüssigkeit, dem Plasma, Zellen, die Lymphkörper (Chyluskörper, cytoide Körperchen). Diese Gebilde sind $^1/_{250}$ — $^1/_{120}$ Mm. gross, von kugeliger Form, mit körnigem, Fettkügelchen oder zuweilen Pigmentkörnchen führenden Inhalt, die meisten haben einen Kern, der gewöhnlich erst auf Zusatz von Wasser oder Essigsäure sichtbar wird, und der oft entweder an sich schon in der Theilung begriffen

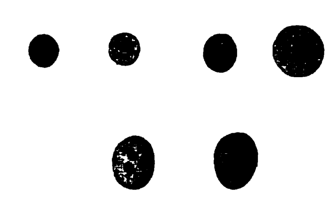


Fig. 40. Lymphkörper.

ist oder auf Zusatz jener Reagentien in Theilstücke zerfällt. An manchen lässt jedoch kein Kern sich nachweisen. Viele besitzen eine deutliche Membran, die sich auf Zusatz von Essigsäure abhebt und dann sich auflöst; andere zeigen durchaus keinen Gegensatz von Membran und Inhalt. Im lebenden Zustande zeigen alle diese Elemente amöboide Bewegungen. Neben den Lymphkörpern finden sich vereinzelte rothe Blutkörper vor; sie sind verhältnissmässig am zahlreichsten in der Milzlymphe, spärlich im Chylus. Ausserdem enthält die Lymphe wenige Molecularkörner, sie bildet daher eine klare, selten schwach opalisirende Flüssigkeit. Dagegen führt der Chylus Molecularkörner und Fetttröpfchen in grösserer Menge. Die ersteren zeigen eine lebhafte Molecularbewegung.

In chemischer Beziehung unterscheiden sich die Lymphkörper wesentlich von der Flüssigkeit, in welcher sie suspendirt sind, dem Lymph-

*) Ritter, Archiv f. wissensch. Heilk. Bd. 3. Chrzonszewsky, Berliner klin. Wochenschr. 1870. Röhrig, Archiv f. Heilkunde Bd. 11.

plasma. Die Lymphkörper selbst sind zwar chemisch noch kaum untersucht; doch dürfen die Resultate der Untersuchung der wahrscheinlich mit ihnen identischen, jedenfalls in ihren mikroskopischen Eigenschaften ihnen durchaus gleichenden Formelemente des Eiters wohl unmittelbar auf die Lymphkörper übertragen werden. Hiernach enthalten sie einen festen, in der imbibirten Flüssigkeit gequollenen, und einen gelösten Eiweisskörper, das Paraglobulin, welches letztere beim Stehen der Lymphe durch Diffusion in das Plasma übertritt. Ausserdem sind in dem Stroma Lecithin, Cerebrin, Cholesterin, Fett und ein mit dem Paraglobulin in das Plasma diffundirendes Gerinnungsferment enthalten. Bei dem fortwährend erfolgenden Zerfall der Lymphkörperchen vermehrt sich der Fettgehalt derselben wahrscheinlich durch Spaltung des protoplasmatischen Eiweisses, und es scheidet dann das Fett in Körnchen sich aus. Der Kern der Lymphkörper enthält eine eigenthümliche Albuminoïdsubstanz, das Nucleïn, welche in ihren Reactionen dem Mucin verwandt ist, aber durch ihren Phosphorgehalt sich auszeichnet; sie stellt vielleicht eine Zwischenstufe zwischen Eiweiss und Lecithin dar (Hoppe). Das Lymphplasma enthält ebenfalls eine Reihe von Eiweisskörpern, von denen einer, das Fibrinogen, einige Zeit nachdem Lymphe oder Chylus aus den Lymphgefässen entnommen sind, unter dem Einfluss des oben erwähnten Gerinnungsfermentes und das aus den Lymphkörpern austretende Paraglobulin einschliessend, in die feste Form übergeht und dadurch die ganze Flüssigkeit in ein gallertiges Fibringerinnsel, den Lymphkuchen, verwandelt. Letzterer zieht sich allmälig zusammen und presst dabei eine wasserklare Flüssigkeit, das Lymphserum, aus. Die Lymphkörper bleiben in dem Fibringerinnsel eingeschlossen, das Lymphserum aber enthält ausser Fett, Extractivstoffen und Salzen noch eine geringe Menge Fibrinogen, welches beim Zusatz von Blutserum oder durch Einleiten von Kohlensäure und starkes Verdünnen mit Wasser nachträglich zur Gerinnung gebracht werden kann. Das von den Fibringeneratoren befreite Serum enthält endlich noch drei Eiweisskörper: 1) Alkalialbuminat, welches beim Ansäuren der Flüssigkeit niederfällt, 2) Serumeiweiss, welches beim Erhitzen coagulirt; dazu kommt jedenfalls im Chylus und vielleicht auch in geringer Menge in der Lymphe 3) Pepton mit den ihm eigenthümlichen Reactionen (S. 218). Die Molecularkörner sind von einer dünnen Eiweisshülle umgebene Fettpartikel; eine ebensolche Haptogenmembran umgibt die grösseren Fetttröpfchen.

Ueber die seither wenig erforschte Zusammensetzung der Lymphkörper haben erst die neuesten Untersuchungen von Hoppe-Seyler und Miescher Licht verbreitet. Diese Forscher benützten, da Lymphe und Chylus ein zu spärliches Material bieten, den Eiter von Abscessen oder granulirenden Wundflächen. Vermischt man diesen mit einer Salzlösung von geeigneter Concentration (1 Theil gesättigte Na_2SO_4 Lösung auf 9 Theile H_2O), so setzen sich darin die Eiterkörper zu Boden und können so nach dem Abgiessen der Flüssigkeit ziemlich rein untersucht werden. Miescher fand in dem Protoplasma der

Körperchen ausser Alkalialbuminat und gewöhnlichem Serumeiweiss einen schon bei 48—49° coagulirenden Albuminkörper, eine in NaCl quellende, in sehr verd. HCl lösliche (also dem Myosin verwandte) und eine in NaCl unveränderte, in verd. HCl sehr schwer lösliche Substanz: die beiden letzteren Körper bilden offenbar das feste Gerüste des Protoplasmas. In dem Alkoholextract der Körperchen wies Hoppe die Bestandtheile der Nervensubstanz, Lecithin, Cerebrin und Cholesterin, nach. In den Lymphkörpern seröser Transsudate fand er ausserdem Glykogen, welches in den Eiterkörpern nie enthalten war. Hierin scheint also immerhin ein Unterschied der Zellen des Eiters von denen der Lymphe zu liegen. Die Kerne der Lymphkörper wurden von Miescher, nachdem durch Aether und Alkohol Lecithin, Fett u. s. w. entfernt waren, durch Behandlung mit HCl oder noch reiner durch künstliche Verdauung mit Magensaft erhalten. Die Kerne werden nicht verdaut und sammeln sich daher als Bodensatz. Das so dargestellte Nucleïn löst sich in Alkalien und kohlensauren Alkalien und wird daraus durch Säuren wieder gefällt; es zeigt die Xanthoproteïnreaction, nach längerer Einwirkung von Alkalien und Säuren scheint es albuminat- oder syntoninähnliche Substanzen zu liefern; letzteres ist von Eichwald auch beim Mucin beobachtet, welches beim Kochen mit verd. SO_4H_2 Acidalbumin und einen zuckerartigen, CuO reducirenden Körper liefert. Hiernach scheinen Mucin und Nucleïn complexe Eiweissverbindungen zu sein (Hoppe). Der Umstand, dass jene Körper nach den vorliegenden Analysen schwefelfrei sind, macht aber eine solche Annahme noch zweifelhaft. Die proc. Zusammensetzung des Nucleïn fand Miescher $C_{35,95}H_{5,01}N_{13,02}P_{9,61}O_{36,41}$. Vgl. S. 53. Unter den Extractivstoffen von Chylus und Lymphe sind Zucker, Harnstoff und Leucin nachgewiesen.

Hinsichtlich der Ursachen der Lymphgerinnung vergl. den Chemismus der Blutgerinnung, §. 66. Von der letzteren unterscheidet sich die Lymph- und Chylusgerinnung dadurch, dass sie später und spärlicher eintritt. Auch gerinnen beide Flüssigkeiten, wenn sie frisch dem lebenden Thier entnommen werden, schneller und reichlicher, als einige Zeit nach dem Tode *).

2) Der Chylus. Die zur Zeit der Verdauung in den Chylusschläuchen der Zotten befindliche Flüssigkeit enthält noch keine Lymphkörper und nur spärliche Molecularkörner. Sie besteht, namentlich nach dem Genuss fettreicher Nahrung, fast ganz aus dicht gedrängten Fettkügelchen von $^1/_{250}$—$^1/_{500}$ Mm. Grösse. Nach dem Durchtritt des Chylus durch die Darmhäute treten dann wenige Lymphkörper in demselben auf, die Fettkügelchen nehmen ab, sie sind sehr bald fast ganz verschwunden, und an ihrer Stelle findet man einen Staub nicht mehr messbarer Molecularkörner. In grösserer Quantität kommen die Lymphkörper sowie der Faserstoff erst nach dem Durchtritt des Chylus durch die Mesenterialdrüsen zum Vorschein. Der so in den Milchbrustgang gelangende und sich hier mit Lymphe vermischende Chylus ist eine alkalisch reagirende Flüssigkeit, die kurze Zeit nach ihrer Entleerung ein weiches Faserstoffgerinnsel ausscheidet und zuweilen an der Luft deutlich eine röthliche Färbung annimmt. Die Zusammen-

*) Hoppe und Miescher, in Hoppe's med.-chem. Unters. 4. Miescher, Verh. d. naturf. Ges. zu Basel, VI. Eichwald, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 34.

setzung des Chylus aus dem Milchbrustgang ist eine ziemlich wechselnde. Die Menge seiner festen Bestandtheile schwankt bei verschiedenen Thieren zwischen 2 und 10 Proc., sein specifisches Gewicht zwischen 1,012 und 1,022.

Genaue Analysen des Chylus konnten immer nur mit dem Inhalt des ductus thoracicus vorgenommen werden, also mit einem Chylus, der nicht nur mit Lymphe untermischt ist, sondern der auch schon sämmtliche Chylusdrüsen durchwandert hat. Es existiren bis jetzt nur ältere vergleichende Analysen von Tiedemann und Gmelin über die Zusammensetzung des Chylus vor den Mesenterialdrüsen, hinter den Mesenterialdrüsen und aus dem Milchbrustgang. Hiernach nimmt die Menge der festen Bestandtheile beim Durchtritt durch die Mesenterialdrüsen und noch mehr beim Eintritt in den ductus thoracicus, hier ohne Zweifel durch die Beimengung der Lymphe, ab. Ebenso vermindert sich zusehends das Fett, wovon ein kleinerer Theil verseift, ein grösserer in den Drüsen zur Zellenbildung verwendet zu werden scheint. Einzelne Lymphkörperchen, wahrscheinlich aus den Blutgefässen ausgewandert, kommen schon in den ersten Chyluswegen vor; ebenso die Fibringeneratoren in geringer Menge. Nach dem Durchtritt durch die Mesenterialdrüsen nehmen aber beide Bestandtheile beträchtlich zu. Reichliche Ernährung vermehrt den Gehalt an festen Bestandtheilen. Zuführung von Fett bedingt unmittelbar Zunahme des Fettgehalts, dagegen wird durch Zufuhr von Kohlehydraten das Chylusfett nicht vermehrt (Lehmann). Nach Grohe hat der Chylus die Eigenschaft sehr rasch Stärke in Zucker umzuwandeln. Das bezügliche Ferment scheint aus dem Darm zu stammen *).

3) Die Lymphe. Die in den Gewebslücken und feinsten Verzweigungen der Lymphgefässe enthaltene Flüssigkeit ist normaler Weise in so geringer Menge vorhanden, dass sie sich in Bezug auf ihre Eigenschaften kaum untersuchen lässt. Unter pathologischen Verhältnissen wird sie zuweilen in grösserer Menge erhalten, namentlich muss jedes Bindegewebstranssudat (Oedem) als Lymphansammlung betrachtet werden. Die so gewonnene peripherische Lymphe, die wohl in den meisten Fällen verdünnter als die normale ist, stellt eine vollkommen klare Flüssigkeit dar, die nur sehr wenige aus dem Blute ausgewanderte Lymphkörper enthält. Sie führt gelöst geringe Mengen fibrinogener Substanz, sodann Eiweiss, Spuren von Harnstoff und anorganische Salze, unter denen das Chlornatrium überwiegend ist. Die serösen Transsudate der abgeschlossenen Körperhöhlen (Pericardial-, Peritonealflüssigkeit, Synovia u. s. w.) schliessen in Bezug auf ihre Zusammensetzung und physiologische Bedeutung durchaus der peripherischen Bindegewebslymphe sich an. Etwas verschieden von diesen wasserhellen Flüssigkeiten ist die Lymphe, die man aus den grösseren Lymphgefässstämmen von Menschen und Thieren oder aus dem Milchbrustgang hungernder Thiere gewinnt, sie ist opalisirend, enthält dieselben Formelemente wie der durch Drüsen gewanderte Chylus, Lymphkörper, Fett.

*) Tiedemann und Gmelin, die Verdauung. Grohe, Greifswalder med. Beiträge, Bd. 3.

tröpfchen, Molecularkörner und zuweilen Blutkörper, nur in viel spärlicherer Menge. In chemischer Beziehung verändert sich daher die Lymphe in den Lymphdrüsen, indem sie an festen Bestandtheilen, vor Allem an Eiweisskörpern und Fetten, reicher wird. Nach der Aufnahme von Nahrung wird auch die Lymphe in grösserer Menge als im nüchternen Zustand ergossen und enthält mehr feste Bestandtheile, namentlich Eiweiss und Fett. Sie erfährt also in Folge der Aufsaugung dieselbe Veränderung wie der Chylus.

D ä n h a r d t hat den seltenen Fall einer Lymphgangfistel am Oberschenkel zur Analyse der peripherischen Lymphe benützt. Zahlreichere Untersuchungen besitzen wir über die Transsudate der serösen Häute.

	Peripherische Lymphe (nach Dänhardt)	Cerebrospinalflüssigkeit (nach F. Hoppe)	Pericardialflüssigkeit (nach v. Gorup-Besanez)	Peritonealflüssigkeit (Hydrops-Ascites, nach Vogel)	Fruchtwasser (nach Scherer)	
Wasser	98,634	98,74	95,51	94,60	99,14	proc.
Feste Stoffe	1,366	1,25	4,48	5,40	0,86	„
Fibrin	0,107	—	0,08	—	—	„
Albumin	0,140	0,16	2,46	3,30	0,08	„
Alkalialbuminat	0,089	—	—	—	—	„
Extractivstoffe	Spuren		1,26	1,30	0,06	„
	von Harnstoff u. Leucin	1,05	—	—	—	„
Anorganische Salze	0,878	—	0,66	0,08	0,71	„

In den Transsudaten ist, ausser Harnstoff und Leucin, zuweilen Kreatin, Traubenzucker, Inosit, Milchsäure und besonders Bernsteinsäure nachgewiesen. Leider handelt es sich in den meisten dieser Fälle um pathologisch vermehrte Absonderungen, die darum wahrscheinlich etwas verdünnter sind als die normale Lymphe. Ueber die Zusammensetzung der Lymphe nach dem Durchtritt durch die Lymphdrüsen gibt die Analyse des Milchbrustganginhaltes nüchterner Thiere Aufschluss. Schon G m e l i n hat eine Vergleichung dieser Flüssigkeit mit dem während der Verdauung im Milchbrustgang angesammelten Chylus ausgeführt.

	Lymphe	Chylus	
Wasser	96,43	94,31	Proc.
Eiweiss	2,11	3,13	„
Faserstoff	0,19	0,48	„
Extractivstoffe und Salze .	1,06	1,20	„
Fett	Spuren	0,82	„

Eine so erhebliche Differenz findet sich jedoch nur, wenn man die Lymphe nüchterner mit dem Chylus gefütterter Thiere vergleicht. Dagegen ist die Verdauungslymphe in der Regel dem Chylus sehr ähnlich zusammengezetzt, wie vergleichende Analysen des Halslymphstamm- und des Milchbrustganginhaltes beim Pferde lehren (C. S c h m i d t). Aus getrennten Analysen des Lymphkuchens und Lymphserums ergibt sich, dass letzteres von grösserer Constanz der Zusammen-

setzung ist, während am Lymphkuchen wegen seines wechselnden Gehalts an Faserstoff und Körperchen grössere Schwankungen zu bemerken sind. Im Mittel beträgt der Gehalt des Serums an festen Bestandtheilen 3,8 Proc., worunter ungefähr 3 Proc. Eiweiss und 1 Proc. Fett. Der Kuchen enthält im Mittel 10,2 Proc. feste Bestandtheile, worunter ungefähr 3,5 Eiweiss, Fett und Extractivstoffe und 5 Proc. Fibrin sind. Zwischen den Mineralbestandtheilen des Lymphserums und der Lymphkörper zeigt sich ein bestimmter Gegensatz, indem im Serum das Natron, in den Körperchen das Kali und die Phosphorsäure überwiegen. Die von C. Schmidt mit dem Chylus und der Lymphe von Pferden vorgenommenen gesonderten Analysen des Serums und Kuchens beweisen ferner, dass die Zusammensetzung beider bei gefütterten Thieren eine ziemlich constante ist. In vier, theils mit dem Inhalt des Halslymphstamms, theils mit dem Inhalt des Milchbrustgangs vorgenommenen Analysen schwankt der Gehalt des Serums an festen Bestandtheilen nur zwischen 3,5 und 4,2 Proc., der Gehalt des Kuchens zwischen 9,2 und 11,2 Proc., die festen Theile der Gesammtlymphe (Serum und Kuchen zusammengenommen) wechseln zwischen 3,6 und 4,4 Proc. In Betreff der Mineralbestandtheile ergab sich folgende Vertheilung:

	Serum	Kuchen	
Gesammtmenge der Mineralbestandtheile	0,736	0,966	Proc.
Chlornatrium	0,565	0,607	„
Natron	0,130	0,060	„
Kali	0,011	0,107	„
Schwefelsäure	0,008	0,018	„
Phosphorsäure, an Alkalien gebunden .	0,002	0,015	„
Phosphorsaure Erden	0,020	0,159	„

Hensen und Dänhardt fanden in einer pathologischen Lymphabsonderung neben kohlensaurem Natron grosse Mengen (bis zu 50 Volumproc.) absorbirter CO_2. Hammarsten dagegen konnte in der normalen Hundelymphe höchstens bis zu 40 Proc. CO_2 nachweisen. Eine vergleichende Analyse der Gase der Lymphe und des arteriellen Blutserums ergab ihm folgende Resultate:

	Gesammtgase	N	O	CO_2	
Lymphe	37,10	1,20	0,08	35,82	Volumproc. *)
Blutserum	32,45	0,91	0,15	31,39	

4) Menge des Chylus und der Lymphe. Nach C. Schmidt soll innerhalb 24 Stunden nahezu ebensoviel Chylus und Lymphe in das Blut überströmen, als die gesammte Blutmenge beträgt, d. h. nahezu $^1/_{12}$ des Körpergewichts (vergl. §. 65). Von dieser ganzen Chylus- und Lymphmenge kommt wahrscheinlich nur etwa die Hälfte auf den Chylus, die andere Hälfte auf die Lymphe. Die Absonderung beider Flüssigkeiten steigt beträchtlich mit der Nahrungsaufnahme, und sie ist ausserdem davon unab-

*) Nasse, Handwörterb. d. Physiol. Bd. 1 u. 2. C. Schmidt, Verdauungssäfte und Stoffwechsel. Lehmann, physiol. Chemie Bd. 2. Dänhardt und Hensen, Arch. f. pathol. Anat. Bd. 37, und Untersuchungen aus dem Kieler phys. Institut 1869. Hammarsten, Berichte aus der physiol. Anstalt zu Leipzig, 1871.

hängigen Schwankungen ausgesetzt. Sie kann bei nüchternen Thieren gänzlich stocken, und dann wieder über 1 Cubcm. in 1 Min. beim Hunde betragen. Namentlich steigern active und passive Bewegungen der Muskeln den Ausfluss aus den grossen Lymphstämmen. Die ganze Lymphmenge, welche sich erhalten lässt, bis die Thiere durch Erschöpfung zu Grunde gehen, ist sehr beträchtlich: beim nüchternen Hunde schwankte sie zwischen 135 und 315 Cubcm. (Lesser). Nach eingetretenem Stillstand des Herzens dauert die Lymphabsonderung noch kurze Zeit in vermindertem Maasse fort. Lässt man aber durch die Blutgefässe eben getödteter Thiere einen Blutstrom gehen, so fliesst noch längere Zeit eine der Lymphe gleichende Flüssigkeit aus den grossen Lymphstämmen (Genersich). Behinderung des Blutausflusses aus den Venen vermehrt diese Absonderung, während die gesteigerte Blutzufuhr nicht den gleichen Erfolg zu haben pflegt (Paschutin, Emminghaus).

Alle Schätzungen der in 24 Stunden gebildeten Chylus- und Lymphmenge sind höchst unsicher, weil sie stets auf die während einer sehr kurzen Zeit beobachteten Ausflussmengen gegründet sind. Die einzelnen Angaben von Bidder und Schmidt, Krause, Weiss differiren daher sehr erheblich. An ähnlichen Uebelständen leidet die Methode, deren sich Schmidt zur Bestimmung der relativen Chylus- und Lymphmenge bediente. Er ermittelte zu diesem Zweck zuerst die Gesammtmenge beider Flüssigkeiten aus dem während einer gegebenen Zeit aus dem Milchbrustgang fliessenden Saft und berechnete dann durch Vergleichung der Nahrung mit den Excrementen, wie viel hiervon auf den Darmchylus, wie viel auf die Lymphe komme. Darnach soll beim Pferde die Gesammtmenge von Chylus und Lymphe täglich 6,13 Kilogr. auf 1 Kilogr. Körpergewicht betragen, wovon 3,4 Kilogr. Chylus, 2,73 Kilogr. Lymphe sind. Von Ludwig und seinen Schülern sind die Verhältnisse der Lymphabsonderung in der Weise studirt worden, dass sie bei mit Curare vergifteten Hunden, bei denen die künstliche Respiration unterhalten war, entweder aus dem Ductus thoracicus oder aus dem Lymphstamm des Vorderfusses, wobei im letzteren Fall immer zugleich der Blutstrom durch den Körpertheil geleitet wurde, während mehrerer Stunden Lymphe aufsammelten. Die Curarevergiftung hat hiebei, wie Lesser und Paschutin fanden, einen die Absonderung steigernden Einfluss, wobei zugleich die Menge der festen Bestandtheile zunimmt *).

5) Bildung des Chylus und der Lymphe. Das Lymphplasma ist dem Blutplasma (§. 65) sehr ähnlich zusammengesetzt, es ist nur reicher an Wasser und ärmer an festen Bestandtheilen. Dieser Unterschied erklärt sich leicht aus den allgemeinen Gesetzen der Filtration (S. 81). Trotzdem kann das Lymphplasma nicht als ein blosses Filtrat des Blutplasmas betrachtet werden, denn es existiren immerhin einige wesentliche

*) C. Schmidt, bulletin de St. Petersbourg, t. III, 1861. Bidder, Müller's Archiv 1845. Krause, Zeitschr. f. rat. Med., N. F. Bd. 7. Weiss, Virchow's Archiv Bd. 22. Genersich, Lesser, Paschutin, Emminghaus, Berichte aus der physiol. Anstalt zu Leipzig, 1870—73.

Unterschiede der Zusammensetzung. Zunächst enthält die Lymphe gleich den serösen Transsudaten einen Ueberschuss von Fibrinogen, der nach eingetretener Faserstoffausscheidung gelöst bleibt, während, wie wir sehen werden, das Blutplasma nicht Fibrinogen, sondern fibrinoplastische Substanz im Ueberschusse führt. Sodann ist die Lymphe reicher als das Blut an CO_2 und kohlensaurem Alkali, ebenso an einigen andern Zersetzungsproducten (Bernsteinsäure, Harnstoff, Leucin). Während also das Blutplasma durch die interstitiellen Gewebsräume filtrirend in Transsudat und Lymphplasma übergeht, erfährt es zugleich einige chemische Veränderungen: die fibrinoplastische Substanz nimmt ab, während das Fibrinogen entweder unverändert bleibt oder (so namentlich in den serösen Transsudaten) an Menge vermehrt wird; gleichzeitig häufen sich Producte, welche wahrscheinlich von der Oxydation und Zersetzung der Gewebe herstammen, in der Lymphe an. Bei der langsamen Bewegung der letzteren ist es erklärlich, dass sie hier in grösserer Menge gefunden werden als im Venenblut. In dem Chylus ist das gewöhnliche Lymphplasma reichlich mit der aus dem Darm resorbirten concentrirten Nährlösung versetzt.

Die spärlichen Lymphkörper der peripherischen Gewebslymphe und des Zottenchylus sind, wie schon bemerkt, wahrscheinlich aus dem Blute eingewandert. Da aber nach dem Durchtritt durch Darmfollikel und Lymphdrüsen ihre Zahl bedeutend vermehrt erscheint, so sind diese Organe als ihre Hauptbildungsstätten anzusehen. Wie sie hier entstehen, ist freilich noch nicht ausgemacht. Da in den Maschen der Follikel hauptsächlich Lymphkörper eingebettet liegen, so vermuthet man, dass sie aus den Bindegewebszellen des Follikelnetzes durch Theilung und endogene Vermehrung hervorgehen. Da aber jene Bindegewebszellen den Lymphkörpern vollständig gleichen, so ist es ebenso möglich, dass in den Alveolen stagnirende Lymphkörper sich unter Nahrungsaufnahme vermehren.

Die Frage der Entstehung der Lymphkörper hängt mit den früher schon berührten Beobachtungen über die Wanderungen dieser Elemente nahe zusammen. Waller und Cohnheim erklären alle den Lymphkörpern gleichenden Elemente für aus dem Blute ausgewanderte Lymphkörper, hierher rechnen sie also nicht nur die wandernden Bindegewebskörper, sondern auch die sämmtlichen auf eiternden Flächen sich bildenden Eiterkörper. Dagegen sind His, Recklinghausen u. A. geneigt anzunehmen, dass viele dieser Elemente, namentlich die Eiterkörper, durch Vermehrung der fixen Bindegewebskörper, vielleicht auch der Wanderzellen selbst, entstehen können; die Annahme einer freien Entstehung derselben oder einer Bildung aus Epithelzellen ist dagegen, obgleich früher sehr verbreitet, jetzt fast verlassen. Man ist geneigt das zuweilen vorkommende Bild lymphkörperhaltiger Epithelzellen auf ein mechanisches Eindringen solcher wandernder Elemente, auf eine sog. Invagination der Zellen zurückzuführen (Volkmann und Steudener). Dagegen wurde die Entstehung von Eiterzellen ausserhalb der Blutgefässe aus fixen Bindegewebs-, Hornhautkörpern u. s. w. schon von Recklinghausen und Hoffmann bei der Hornhaut wahrscheinlich gemacht, indem diese Beobachter noch an der ausgeschnittenen Horn-

haut eine reichliche Vermehrung der Wanderzellen nach der Einwirkung von Entzündungsreizen constatiren konnten; von Stricker und Norris wurde dann nachgewiesen, dass in den Hornhautkörpern entzündeter Hornhäute stets eine Kernvermehrung stattfindet. Wenn hiernach die reichliche Zellenproduction in entzündeten Geweben ohne Zweifel nicht ausschliesslich, wie es Waller und Cohnheim annehmen, auf die Lymphdrüsen und die verwandten Organe (Milz, Knochenmark), in denen die Lymphkörper des Blutes entstehen, zurückgeführt werden kann, so sind doch für den normalen Organismus jene Organe mit adenoïdem Gewebe die Hauptstätten der Lymphkörperbildung. Die Möglichkeit, dass vereinzelte dieser Elemente immerhin auch hier innerhalb des Bindegewebes entstehen können, wird aber um so weniger zu bestreiten sein, als das sog. adenoïde Gewebe selbst nur eine besondere Form des lockeren Bindegewebes darstellt. Zugleich bleibt die Auswanderung körperlicher Elemente aus dem Blute insofern eine für die Physiologie der Resorption wichtige Thatsache, als sie unsere Vorstellungen über die physikalische Beschaffenheit der Capillarmembranen und der Intercellularsubstanz des Bindegewebes wesentlich berichtigt hat. Als Kräfte, welche den Austritt der Lymphkörper bewirken, betrachtet man entweder die activen Bewegungen dieser Elemente (Cohnheim) oder mechanische Bedingungen, nämlich die Adhäsion der Lymphkörper an der Capillarwand und den vom Blute ausgeübten Filtrationsdruck (Hering). Der Umstand, dass zuweilen auch rothe Blutkörper durch die Capillarwand treten (Stricker, Jul. Arnold), sowie die Hauptrichtung der Auswanderung spricht zu Gunsten der zweiten Anschauung, während das gelegentliche Vorkommen einer Rückwanderung in das Blut (Recklinghausen) die amöboiden Bewegungen immerhin als mitwirkendes Moment betrachten lässt *).

§. 62. Bewegung des Chylus und der Lymphe.

Chylus und Lymphe sind in ihren Gefässen fortan in einer Bewegung begriffen, welche von den peripherischen Anfängen nach den grösseren Lymphstämmen gerichtet ist, und durch welche daher die Ueberführung in das Venensystem erzielt wird. Die Geschwindigkeit, mit der diese Bewegung vor sich geht, ist eine äusserst langsame. Sie beträgt z. B. im Halslymphstamm junger Pferde nach Weiss nur 230 bis 297 Millim. in der Minute. Dem entsprechend ist auch der Druck, unter welchem die Lymphe fliesst, ein ziemlich unbedeutender. Weiss fand den Seitendruck im Halslymphstamm der Pferde gleich 10 bis 20 Millim. einer kohlensauren Natronlösung von 1,08 spec. Gewicht. Im Halslymphstamm der Hunde schwankt der Seitendruck nach den übereinstimmenden Versuchen von Noll und von Weiss zwischen 5 und 10 Millim. einer ähnlichen Lösung. Im Milchbrustgang der Pferde beträgt nach Letzterem der Seitendruck im Mittel 12 Millim. Quecksilber.

---

*) Brücke, Wiener Sitzungsber. Bd. 9. His, die Hornhaut, 1858. Waller, philos. Magazine 1846. Ueber Auswanderung der Lymphkörper vgl. ferner die Arbeiten von Cohnheim, Hoffmann u. A. in Virchow's Archiv Bd. 40 u. f. Hering, Wiener Sitzungsber. Bd. 56 u. 57. Stricker, Studien aus dem Wiener patholog. Institut 1869 u. 70.

Die Kraft, durch welche Chylus und Lymphe in der angegebenen Richtung bewegt werden, hat ihren Sitz am peripherischen Anfang der Chylus- und Lymphgefässe. Wenn man daher ein Gefäss comprimirt, so entleert sich der gegen die grösseren Gefässstämme liegende Abschnitt, während der gegen die Peripherie gelegene sich stärker anfüllt. Der Ursprung jener bewegenden Kraft ist für Chylus und Lymphe jedenfalls ein verschiedener. Für den Chylus kann nicht wohl eine andere Ursache als die Contraction der Zotten die bewegende Kraft bilden. Indem die Zotte bei ihrer Zusammenziehung den Inhalt des in ihr befindlichen Chylusschlauchs in das aus diesem entspringende Chylusgefäss hineinpresst, wird auf den in dem letzteren schon enthaltenen Chylus ein Druck ausgeübt, durch den er nach den grösseren Chylusstämmen hinbewegt wird. Erschlafft nun die Zotte wieder, so wird das Rückstürzen des Chylus gegen den Zottenraum durch die in den Chylusgefässen befindlichen Klappen verhindert, und es kann daher die Zotte nur vom Darm aus sich wieder anfüllen.

Für die Bewegung der Lymphe liegt die letzte Ursache in dem von dem Blute ausgeübten Filtrationsdruck. Jede Steigerung des Blutdrucks, z. B. in Folge von Unterbindung der Venen, verstärkt daher den Lymphstrom. Doch kann der Blutdruck nur die Transsudation der Lymphe bewirken, nicht aber direct durch die Capillarräume, durch welche jene Transsudation geschieht, auf die abgesonderte Lymphe herüberwirken. Der Druck, durch welchen die Lymphe bewegt wird, kann daher zunächst nur von den Wandungen der Gewebslücken, in welchen die Lymphe sich ansammelt, ausgehen. Je mehr durch Ansammlung von Lymphe die Wandungen ausgedehnt werden, einen um so grösseren Druck üben sie durch ihre Elasticität aus. Ferner kann ein von aussen geschehender Druck auf die Wandungen dieser peripherischen Lymphräume die Entleerung derselben bewirken. Ein solches Zusammenpressen geschieht namentlich durch die Einwirkung der umgebenden Muskeln, wenn sich dieselben verkürzen; auch hier sichern die Klappen vor jeder Rückstauung der Flüssigkeit. In Folge heftiger Muskelbewegungen nimmt daher der Lymphstrom der in Bewegung gesetzten Organe zu. Gegen den Milchbrustgang hin sinkt natürlich die Summe des überhaupt ausgeübten Drucks fortwährend, in jedem einzelnen Gefäss aber nimmt der Druck zu, weil eine Menge kleinerer Gefässe zu wenigen grösseren vereinigt ist; im Milchbrustgang selbst ist daher sowohl der Druck, unter dem die Lymphe strömt, als auch wegen der Verengerung der Strombahn ihre Geschwindigkeit am grössten. Die Bewegung in dem Milchbrustgang wird ausserdem durch die Athmungsbewegungen beeinflusst. Bei der Inspiration sinkt der Druck, und die Wandungen des Gangs collabiren, indem schnell der Chylus in die Schlüsselbeinvene abfliesst; bei der Exspiration steigt der Druck, die Wandungen werden durch die anfüllende Lymphe ausgedehnt, weil durch die Zusammendrückung des Brustkastens der Chylus aus der Brusthöhle zurückzufliessen strebt, und da er dies wegen der anwesenden

Klappen nicht kann, in dem Milchbrustgang gestaut wird. Im Ganzen werden daher durch die Athmungsbewegungen Chylus und Lymphe in das Venensystem hineingepumpt, durch sehr beschleunigte Athmungsbewegungen wird desshalb auch der Mitteldruck in dem Milchbrustgang vergrössert.

Den Einfluss, welchen eine Erhöhung oder Verminderung des Blutdrucks auf den Lymphstrom ausübt, hat Ludwig gemeinsam mit Krause, Tomsa und Einbrodt nachgewiesen. Er erhöhte den arteriellen Druck theils durch Unterbindung der Venen, theils durch Durchschneidung des Sympathicus am Halse. Die erstere Operation beschleunigte in allen Fällen, die zweite aber nur zuweilen den Lymphstrom. Verminderung des Drucks wurde durch eine (mittelst in der vena jugularis befindlichen Katheters) in den rechten Herzvorhof gebrachte Blase erzielt, die, wenn sie aufgeblasen wurde, den Vorhof vollständig ausfüllte, so dass das Blut verhindert war in den rechten Ventrikel zu strömen. Dadurch staute sich also das Blut in den grossen Venen, und die Arterien bekamen keine Zufuhr mehr. Der Druck in der Carotis sank daher sogleich beträchtlich, der Lymphstrom hörte entweder ganz auf oder wurde doch sehr vermindert. Ein weiterer Beweis für den Einfluss des Blutdrucks liegt darin, dass noch in der Leiche durch Injection von Flüssigkeiten in die Blutgefässe ein Abfluss aus den Lymphgefässen erzeugt wird. Dass durch Muskelbewegungen, sowie auch durch Druck auf die peripherischen Lymphräume, der Lymphstrom erhöht wird, hatten schon Ludwig und Noll beobachtet. Krause hat dann gefunden, dass durch Reizung der Mundschleimhaut (des Trigeminus) oder auch durch Reizung des blossgelegten nervus facialis bis zum Eintritt von Krämpfen in den Gesichtsmuskeln sich der Abfluss der Lymphe beschleunigt. Ausser den genannten Einrichtungen gibt es noch andere mehr localer Art, welche auf das Strömen der peripherischen Lymphe einwirken. So üben nach Dybkowsky die offenen Enden der Lymphgefässe der Pleurawand bei jeder Inspirationsbewegung des Thorax eine Saugwirkung aus, und einen ähnlichen Saugapparat bilden nach Ludwig und Schweigger-Seidel die Lymphgefässe auf der Peritonealseite des Zwerchfells. Goltz hat gefunden, dass die Integrität der Nervencentren auf die Fortführung der peripherischen Lymphe von wesentlichem Einfluss ist. Injicirt man einem Frosch verdünnte Kochsalzlösung in einen subcutanen Lymphsack, so wird die Flüssigkeit sehr schnell in das Blut übergeführt; dies ist aber nicht der Fall, wenn Hirn und Rückenmark zerstört sind. Ob diese Erscheinung bloss auf der Innervation der Gefässe oder noch auf andern Einrichtungen beruht, ist nicht aufgeklärt.

Die Veränderungen des Seitendrucks im Milchbrustgang bei den Athmungsbewegungen haben Bidder und Weiss untersucht. Durch frequentere Athembewegungen stieg der mittlere Druck von 12 auf 15 Millim. Hg. Bei der Inspiration kam es häufig zu einem negativen Druck, der im Maximum 5,78 Millim. betrug. Die Druckschwankungen bei In- und Exspiration sind sonach ziemlich beträchtlich. Die Strömungserscheinungen im Milchbrustgang, wie sie durch die Athembewegungen regulirt werden, gleichen übrigens vollständig denjenigen in den grossen Venen, die im Capitel über Blutbewegung, auf das wir hiemit verweisen, ausführlicher zu erörtern sind *).

---

*) Krause, Zeitschr. f. rat. Med., N. F., Bd. 7. Tomsa, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 46. Ludwig, österr. med. Jahrbücher, 1863,

§. 63. Veränderungen des Chylus und der Lymphe. Blutbildung.

Chylus und Lymphe erfahren auf ihrem Weg in das Venensystem eine allmälige Umwandlung, durch die sie in ihrer Zusammensetzung dem Blute immer ähnlicher werden. Diese Umwandlung besteht in einer Zunahme der festen Bestandtheile überhaupt, welche übrigens vorzugsweise die Eiweisskörper trifft, während Fett und Zucker an Menge abnehmen. Die Zunahme der Eiweisskörper ist theils durch die grössere Menge der Fibringeneratoren und des Serumalbumin, theils durch die Zunahme der Lymphkörper bedingt. Die Stätten dieser Umwandlungen sind die Lymphdrüsen. Sie bilden aus Chylus und Lymphe eine Flüssigkeit, deren Plasma dem Blutplasma an Concentration etwa gleichkommt. Damit die resorbirten Säfte vollständig dem Blute gleich werden, dazu ist nun nur noch erforderlich: 1) die Ausscheidung der in ihnen etwa noch im Ueberschuss vorhandenen Zersetzungsproducte der Lymphe, 2) die Veränderung in der relativen Menge an Fibrinogen und fibrinoplastischer Substanz, da das Blut die letztere, nicht die erstere im Ueberschuss führt, und 3) die Umwandlung der Lymphkörper in rothe Blutkörper. Alle diese Veränderungen vollziehen sich nicht mehr in der Lymphbahn, sondern erst nach dem Eintritt der resorbirten Säfte in die Blutbahn. Die Zersetzungsproducte der Lymphe werden durch Lunge und Nieren entfernt (s. Physiologie der Ausscheidungen), die fibrinoplastische Substanz wird wahrscheinlich durch die Lymphkörper gebildet (§. 65 u. 66). Die wichtigste Veränderung endlich, die Umwandlung der Lymphkörper in rothe Blutkörper, geschieht ebenfalls innerhalb der Blutbahn, aber, wie es scheint, ausschliesslich oder vorzugsweise innerhalb bestimmter Capillarbezirke, nämlich in den Gefässverzweigungen des Knochenmarks.

Das Knochenmark stellt eine besondere Form des adenoïden oder cytogenen Gewebes dar. Die Zwischenräume zwischen seinen Blutcapillaren, die durch Enge der Maschen wie durch Weite der Röhren sich auszeichnen, sind von einem zarten Gerüste sternförmiger Zellen mit ihren Ausläufern durchzogen, in dessen Maschen sich eine homogene, mucinähnliche Substanz befindet. In diesem Gewebe trifft man nun Gebilde, welche die verschiedensten Uebergangsstufen zwischen Lymph- und Blutkörpern darstellen: gefärbte Zellen, welche noch einen Kern besitzen, also den embryonalen Blutkörpern gleichen, andere, in denen der Kern in Zerfall begriffen ist, und die in Form und Grösse den gewöhnlichen Blutkörpern mehr oder weniger ähnlich sind. Die näheren Umstände dieser Metamorphose harren noch der Aufhellung.

---

und Ber. der sächs. Ges. 1866 (Dybkowsky, Schweigger). Goltz, Pflüger's Archiv Bd. 4. Weiss, Virchow's Archiv Bd. 22.

Ausser den fast gleichzeitig von Neumann und Bizzozero gefundenen Uebergangsstufen zwischen Lymph- und Blutkörpern hat schon Robin im Knochenmark grosse vielkernige Zellen (Myeloplaxes) gesehen), deren Bedeutung noch dunkel ist. Neumann vermuthet, dass sie Mutterzellen von Lymphkörpern darstellen. Hiernach würde also im Knochenmark nicht nur Umbildung in rothe, sondern auch Neubildung weisser Blutkörper sich vollziehen. Nach Neumann bilden die Capillaren des Marks ein geschlossenes Netz, er verlegt daher die Metamorphose der Lymphkörper in das Innere der Blutbahn, da eine massenhafte Einwanderung rother Blutkörper nicht wohl annehmbar ist. Nach Hoyer münden die Capillaren in ein offenes von adenoïdem Gewebe durchzogenes Lacunensystem, in dessen stagnirendem Blute die Umwandlung sich vollzieht. Sehr wahrscheinlich sind übrigens ausser dem Knochenmark noch andere Organe, namentlich die Milz, an der Bildung rother Blutkörper betheiligt; hier aber entstehen, wie wir sehen werden, jedenfalls zugleich zahlreiche Lymphkörper (§. 75). Seltener geschieht, wie es scheint, die Umwandlung frei im Blute, da hier kaum unzweideutige Uebergangsformen zur Beobachtung kommen. Doch sah Recklinghausen, als er Froschblut in einem feuchten, täglich mit frischer Luft versorgten Raum aufbewahrte, auf der Oberfläche sich weisse sehr kleine Körperchen ansammeln, welche allmälig wachsend die Form und Färbung der rothen Froschblutkörper annahmen *).

III. Das Blut und die Blutbewegung.

Das Blut ist eine mit organisirten Elementen ausgestattete Flüssigkeit, welche den Centralheerd des Ernährungsprocesses bildet, indem sie die für die Ernährung der Gewebe dienenden Bestandtheile während ihrer Bewegung durch die Körperorgane abgibt, die zur Krafterzeugung erforderlichen Oxydationsprocesse einleitet und endlich die durch diese Processe und durch den Verbrauch der Gewebe gebildeten Zersetzungsstoffe ausscheidet. Wir haben daher in diesem Capitel zu handeln:

1) von dem Blute, seinen physikalischen und chemischen Eigenschaften,
2) von der Blutbewegung,
3) von den Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn in Folge der in ihm sich vollziehenden chemischen Vorgänge und der aus ihm geschehenden Ausscheidungen.

---

*) Neumann, Archiv der Heilkunde Bd. 10. Bizzozero, med. Centralblatt 1868. Hoyer, ebend. 1869. Recklinghausen, Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 2.

1. Das Blut.

§. 64. Physikalische Eigenschaften und Formbestandtheile des Blutes.

Das Blut des Menschen ist eine undurchsichtige, bald hell, bald dunkel kirschrothe Flüssigkeit von eigenthümlichem Geruch und Geschmack und einem mittleren specifischen Gewicht von 1,06 (schwankend zwischen 1,045 und 1,075). Die Temperatur des Blutes wechselt in den verschiedenen Gefässprovinzen zwischen 34,02° C. und 41,3° C. Einige Zeit nach der Entfernung des Blutes aus den Gefässen des Lebenden zeigt dasselbe die Erscheinung der Gerinnung. Diese besteht gewöhnlich darin, dass sich das Blut in einen rothen Klumpen, den Blutkuchen (placenta sanguinis), und in eine darüber schwimmende gelbliche Flüssigkeit, das Blutserum, scheidet. Zuweilen zeigt sich der Blutkuchen nicht durchweg roth, sondern in seiner obersten unmittelbar von dem Serum bedeckten Schichte von hellgelber Farbe. Man bezeichnet diese Schichte als die Speckhaut, auch Entzündungshaut (crusta inflammatoria), da sie bei Entzündungen häufig im Blute getroffen wird; sie bildet sich dann, wenn eine ungewöhnlich lange Zeit bis zur Gerinnung verfliesst.

Durch eine Temperatur von 0°, durch Zusätze kleiner Mengen von Säuren, Alkalien, kohlensauren Alkalien und Ammoniak, ferner durch Einleiten von Kohlensäure sowie durch Mittelsalze (Chlornatrium, Chlorkalium, Salpeter u. s. w.) kann die Gerinnung des Blutes verhindert oder verzögert werden. In diesem Fall scheidet sich nach einiger Zeit das Blut in einen dunkelrothen Bodensatz und in eine darüberstehende durchsichtige oder opalisirende Flüssigkeit, das Blutplasma. Letzteres coagulirt, wenn die Einflüsse, die seine Gerinnung verhinderten, aufhören, zu einer Gallerte, welche sich allmälig zusammenzieht und sich so in einen festen, sehr elastischen Eiweisskörper, den Faserstoff (Fibrin), und in das dünnflüssige Blutserum trennt. Den nämlichen Eiweisskörper erhält man durch Auswaschen des Blutkuchens oder durch Quirlen des frisch gelassenen Blutes mit einem Stabe; im letzteren Fall trennt sich das Blut in den an dem Stabe sich niederschlagenden Faserstoff und in eine rothe, undurchsichtige Flüssigkeit, den Blutcruor.

Die mikroskopische Analyse des Blutes zeigt, dass dasselbe nicht eine homogene Flüssigkeit ist, sondern dass es eine grosse Zahl körperlicher Elemente enthält, die in dem Plasma suspendirt sind: es sind dies die Blutkörper und Lymphkörper oder, wie sie auch genannt werden, die rothen und weissen Blutkörper.

Die rothen Blutkörper sind kreisförmige, biconcave Scheiben mit etwas aufgewulsteten Rändern. Ihr Breitedurchmesser beträgt im Mittel 0,0077 Mm., ihr grösster Dickedurchmesser (am Rand der Scheibe) 0,0019 Mm.

Ein einzelner Blutkörper erscheint bei durchfallendem Lichte gelb, mehrere zusammenliegend röthlich gefärbt. Die Masse des Blutkörpers ist in der Regel homogen, es ist an demselben weder eine Membran noch ein Kern zu unterscheiden. Dennoch muss derselbe seiner Entwicklung nach als eine Zelle betrachtet werden, da die Blutkörper der Embryonen in einer früheren Entwicklungszeit einen Kern besitzen, und überdies wahrscheinlich jeder einzelne Blutkörper im Anfang seiner individuellen Entwicklung (als Chylus- oder Lymphkörper) eine Zelle gewesen ist. Auch persistirt bei allen andern Thieren mit Ausnahme der Säugethiere der Kern noch in den entwickelten Blutkörpern.

Die Blutkörper besitzen ein höheres specifisches Gewicht als das Plasma, sie sinken daher in diesem unter und bilden so die rothe Bodenschichte, welche bei verhinderter Blutgerinnung entsteht. In dem Blutkuchen dagegen findet man sie in den Maschen des Faserstoffgerinnsels eingeschlossen. In Wasser quellen sie bedeutend auf und nehmen dadurch eine sphärische Form an. Bei längerer Einwirkung des Wassers wird aus ihnen der Farbstoff nebst andern in Wasser löslichen Körpern ausgezogen, während eine in Wasser unlösliche blasse Scheibe, das Stroma des Blutkörpers, zurückbleibt. Zugleich wird das Blut durch Wasserzusatz dunkler gefärbt, weil die Krümmung der als Concavspiegel wirkenden Blutscheiben durch ihr Aufquellen abnimmt und daher die Intensität des von ihnen reflectirten Lichtes vermindert wird. Entgegengesetzt dem Wasser wirken concentrirte Lösungen neutraler Alkalisalze: sie machen durch Wasserentziehung die Blutkörper schrumpfen und verleihen dabei dem Blut eine hellere Farbe. Sehr bald werden die Blutkörper durch die Entgasung des Blutes, durch wiederholtes Gefrierenlassen und Wiederaufthauen und durch starke elektrische Schläge gelöst. Beim Erhitzen auf 40—50° nehmen sie eine kugelige Form an, gegen 60° C. beginnen sie zu schmelzen, indem sie zusammenfliessen und dann ebenfalls in dem Plasma sich auflösen. Alle diese Einwirkungen wandeln das Blut in eine durchsichtige Flüssigkeit um, sie führen die hellrothe Deckfarbe desselben in eine dunkelrothe Lackfarbe über. Die Undurchsichtigkeit des Blutes ist somit in den Blutkörpern begründet, welche demselben die Beschaffenheit einer Emulsion, ähnlich der Milch, verleihen. Ebenfalls lösend wirken auf die Blutkörper Aether, Chloroform, Alkalien und die meisten concentrirten Säuren. Dabei nimmt durch Alkalien das Blut nach einiger Zeit eine grünrothe, durch Säuren sogleich eine braune Farbe an. Alle Reagentien dagegen, welche Eiweisskörper zur Gerinnung bringen, wie Alkohol, Kreosot, schwere Metallsalze, Salpetersäure, Gerbsäure, bewirken ein Schrumpfen der Blutkörper, indem sich körnige Niederschläge in ihnen bilden. Diese letzteren Einwirkungen, ebenso die Kochhitze, welche die Blutkörper coagulirt und zerstört, wandeln zu-



Fig. 41. Blutkörper vom Menschen.

gleich die kirschrothe Blutfarbe in eine braune Missfarbe um. Kohlensäure erzeugt nach längerer Einwirkung körnige Trübungen, welche sich in den kernhaltigen Blutkörpern der Amphibien auf dem Kern niederschlagen, während die übrige Blutscheibe erblasst; verdünnte Borsäure, Gerbsäure, Essigsäure zeigen dieselben Veränderungen in noch höherem Grade.

Die weissen Blutkörper gleichen vollständig den Elementen der Lymphe und des Chylus (S. 254); auch im Blute zeigen sie häufig amöboide Bewegungen. Wenn sie in ungewöhnlich grosser Menge vorhanden sind, so sammeln sie sich wegen ihrer geringen specifischen Schwere beim Stehen des Blutes als weisse Schichte auf der Oberfläche des Cruor (weisses Blut, Leukämie).

In dem Verhalten der Blutkörper gegen Reagentien, namentlich in ihrem osmotischen Verhalten gegen Wasser und Salzlösungen, haben Viele mit Schwann einen Beweis für die Existenz einer Membran gesehen. Schon die Form der Blutkörper spricht gegen eine solche Annahme, ebenso die Formveränderungen, welche sie bei ihrer Quellung im Wasser erfahren. Zunächst quellen nämlich immer die Ränder der Blutscheiben, und erst zuletzt verschwindet die centrale Depression. Ebenso entspricht das Verhalten der Blutkörper gegenüber mechanischen Misshandlungen durchaus dem einer gleichförmig gallertigen Masse.

Mehrmaliges Gefrieren, elektrische Schläge (oder auch starke constante Ströme) bewirken bei genügend langer Einwirkung eine vollständige Auflösung der Blutkörper. Bei mässigerer Einwirkung der Kälte oder Elektricität wird bloss der Farbstoff gelöst, und das farblose Stroma sinkt zu Boden (Rollett). Erhitzt man nach M. Schultze Blut auf dem heizbaren Objecttisch auf 60°, so lösen sich die Blutkörper vollständig; aus grösseren Portionen Blutes scheidet sich dabei aber immer zugleich etwas coagulirtes Albumin ab. Ebenso bewirkt die Entgasung eine Scheidung in eine gefärbte Lösung und in einen fast farblosen Bodensatz, wahrscheinlich theils Stroma, theils durch Zersetzung des Blutfarbstoffs gebildetes Eiweiss. Aehnliche Schrumpfungsformen der Blutkörper, wie sie concentrirte Salzlösungen, das Eintrocknen und elektrische Schläge hervorbringen, beobachtet man vereinzelt auch im frischen Blute (sog. Maulbeer- und Stechapfelformen) *).

Die ersten Blutkörper der Embryonen sind kernhaltige, farblose Zellen mit feinkörnigem Inhalt, die den übrigen Bildungszellen gleichen, und sich vielfach noch durch Theilung vermehren. Allmälig platten diese Zellen sich ab und färben sich gelb, der Kern wird kleiner, zerfällt und verschwindet endlich. Bei allen übrigen Wirbelthieren mit Ausnahme der Säugethiere sowie bei den Wirbellosen bleibt der Kern bestehen. Zuweilen, z. B. in den Blutkörpern des Frosches, ist der Kern unmittelbar von einer feinkörnigen Masse, vielleicht Protoplasma, umgeben (Hensen). In den Kernen der Froschblutkörperchen gelang es Auerbach sowie Ranvier durch Behandeln mit verdünnter NaCl-Lösung oder mit Alkohol ein Kernkörperchen nachzuweisen, dagegen konnten Angaben über Kerne in den Säugethierblutkörpern, über amöboide

*) Rollett, Wiener Sitzungsber. Bd. 46 u. 47. M. Schultze, Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 1.

Bewegungen der rothen Blutkörper nicht mit Sicherheit bestätigt werden. Auch die Versuche noch tiefer in die Structur dieser Elemente einzudringen sind bis jetzt ohne sichern Erfolg gewesen. So hat Brücke nach den Veränderungen, welche verdünnte Borsäure an Amphibienblutkörpern hervorbringt, angenommen, dieselben bestünden aus einem farblosen Gehäuse (Oekoid) und einem mit dem Kern verbundenen manchfach seine Form wechselnden Gebilde (Zooid), an das zunächst der Farbstoff gebunden sei. Eine ähnliche, aber einfachere Structur nimmt Kollmann an. Nach ihm steht der Kern durch elastische Fäden mit der Membran, welche K. an allen Blutkörperchen, selbst an denen der Säugethiere, voraussetzt, in Zusammenhang. So entsteht ein netzförmiges Gerüste, welches das Stroma bildet, und in welches das Hämoglobin imbibirt ist. Während die Blutkörper der meisten andern Säugethiere vollkommen denjenigen des Menschen gleichen und nur Grössenabweichungen zeigen, haben die übrigen Wirbelthiere fast ausnahmslos ellipsoidische Blutkörper mit entweder kugeligem oder ellipsoidischem Kern. Am kleinsten sind unter ihnen die Blutkörper der Vögel, 0,015—0,012 Mm., am grössten diejenigen der Amphibien, 0,022—0,058 Mm. Unter den Säugethieren zeigen nur die Blutzellen einiger Wiederkäuer (Kameel, Lama und Alpaka) die Form ovaler Scheiben. Die Blutkörper der Wirbellosen sind fast immer ungefärbt und gleichen den Lymphkörpern der Wirbelthiere *).

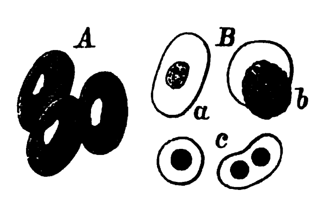


Fig. 42. A Blutkörper vom Frosche. B Dieselben nach Einwirkung von Reagentien: a mit Wasser, b mit verd. Borsäure behandelt (Trennung in sog. Oekoid und Zooid), c Embryonale Säugethierblutkörper, zum Theil in Vermehrung begriffen.

§. 65. Chemische Bestandtheile des Blutes.

Die mikroskopische Blutuntersuchung hat uns gelehrt, dass das lebende Blut aus einer Flüssigkeit, dem Blutplasma, und aus den weissen und rothen Blutkörpern besteht. In dem aus den Gefässen entleerten Blute können nun diese Bestandtheile, wie aus §. 64 hervorgeht, in folgender Weise sich scheiden:

In der Kälte:			Beim Stehen in gew. Temperatur:		Beim Schlagen des Blutes:		
Plasma		Blutkörper	Plasma	Blutkörper	Plasma		Blutkörper
Fibrin	Serum		Serum	Fibrin	Fibrin	Serum	
				Blutkuchen		Cruor.	

Nur in der Kälte, und nur bei günstigen Blutsorten, vollzieht sich also eine Scheidung, wie sie der Sonderung der Bestandtheile im lebenden Blute ent-

*) Rollett, Stricker's Gewebelehre, 2, und Studien des physiol. Instituts in Graz, 1. Brücke, Wiener Ber. Bd. 56. Kollmann, Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 23 u. Sitzungsber. der Münchener Akad., 1873. Ranvier, Arch. de physiol., t. II, 1875.

spricht, abgesehen davon, dass auch hier die zu Boden gesunkenen Blutkörper stets noch Plasma einschliessen. Im Folgenden werden wir natürlich die im lebenden Blute bestehende Scheidung zu Grunde legen und demnach 1) von dem Blutplasma, 2) von den Blutkörpern und sodann 3) von dem gegenseitigen Verhältniss beider Bestandtheile im Gesammtblute handeln.

A. Das Blutplasma.

1) Das Fibrin (der Faserstoff), das durch Gerinnen des blutkörperfreien Plasmas, durch Auswaschen des Blutkuchens oder durch Quirlen des Blutes erhalten wird, ist ein sehr elastischer, Platten, Netze oder Fasern bildender Eiweisskörper, welchem in der Regel Fette des Serums, Salze und farblose Blutzellen mechanisch adhäriren. Er besitzt das Vermögen Wasserstoffsuperoxyd zu zersetzen, löst sich leicht in verdünnten Säuren, Alkalien und kohlensauren Alkalien (als Acidalbumin und Alkalialbuminat) sowie in wässerigen Lösungen von Salpeter, Kochsalz und schwefelsaurem Natron. Aus letzteren Lösungen durch Kochen coagulirt geht er in geronnenes Albumin über. Dieselbe Umwandlung erfährt der mit Wasser gekochte oder längere Zeit unter Alkohol aufbewahrte Faserstoff.

In dem Plasma ist nicht das Fibrin als solches enthalten, sondern nach Alex. Schmidt existiren in ihm zwei Fibringeneratoren: Paraglobulin und Fibrinogen.

Das Paraglobulin (fibrinoplastische Substanz, Globulin) theilt mit dem aus den Blutkörpern und der Krystalllinse gewonnenen Eiweisskörper die Eigenschaft aus stark verdünnten Lösungen durch Einleiten von Kohlensäure gefällt zu werden. Man erhält es daher aus dem Plasma, wenn man dasselbe mit etwa dem 10fachen Volum eiskalten Wassers versetzt und dann einen Kohlensäurestrom einleitet. Der so entstehende Niederschlag ist in verdünnten Säuren und Alkalien, in verdünnter Kochsalzlösung sowie in mit Luft oder Sauerstoff geschütteltem Wasser löslich. Aus diesen Lösungen wird die Substanz durch genaue Neutralisation, durch Einleiten von Kohlensäure oder durch concentrirtere Salzlösung (NaCl von 16 Proc. und mehr) wieder niedergeschlagen; dagegen wird sie durch Erhitzen und durch Alkohol nicht gefällt: durch letzteres Merkmal unterscheidet sie sich von dem Globulin der Krystalllinse, mit dem sie sonst in ihren Löslichkeitsverhältnissen übereinstimmt. Wird der Niederschlag auf über 60° erwärmt, so verliert er seine charakteristischen Eigenschaften, indem er in geronnenes Albumin übergeht. In dem lebenden Plasma scheint das Paraglobulin nicht in merklicher Menge enthalten zu sein, sondern erst beim Stehen desselben in Folge der Berührung mit den farblosen Blutkörpern sich anzusammeln. Als seine wahrscheinliche Quelle sind daher die letzteren anzusehen, aus denen es gleichzeitig mit dem die Gerinnung des Faserstoffs bewirkenden Fermente nach dem Tode in das Plasma austritt.

Das Fibrinogen (fibrinogene Substanz) kann aus dem von der fibrinoplastischen Substanz befreiten Plasma durch weiteres Verdünnen mit

Wasser und Durchleiten von CO_2 dargestellt werden. Der sich bildende Niederschlag stimmt nach seinen Reactionen mit der fibrinoplastischen Substanz überein, er ist namentlich gleich dieser in sauerstoffhaltigem Wasser und in verdünntem NaCl löslich und wird aus seinen Lösungen durch Kohlensäure und durch concentrirtere Salzlösung gefällt, doch entsteht die Fällung durch CO_2 langsamer und schwerer, die Fällung durch Salzlösung aber leichter als beim Paraglobulin. Das Fibrinogen ist ohne Zweifel schon im lebenden Plasma enthalten. Es findet sich mit ganz den nämlichen Eigenschaften in den serösen Transsudaten, die ein Filtrat des Blutes darstellen, in welchem dessen körperliche Elemente fehlen. In den Transsudaten ist daher das Fibrinogen ohne Beimengung von Paraglobulin und von Gerinnungsferment enthalten.

2) Das *Serum*, die nach der Ausscheidung des Faserstoffs aus dem Plasma oder nach der Entfernung des Blutkuchens aus dem Gesammtblute zurückbleibende alkalische Flüssigkeit, enthält noch eine geringe Menge Paraglobulin, welche durch Kohlensäure niedergeschlagen werden kann; das Fibrinogen dagegen ist vollständig in den ausgeschiedenen Faserstoff übergegangen. Ausserdem führt das Serum Spuren von *Natronalbuminat*, welches niederfällt, wenn man das durch CO_2 vom Globulin befreite Serum mit Essigsäure neutralisirt. Aus dem von Paraglobulin und Natronalbuminat befreiten Serum erhält man endlich beim Erhitzen der schwach sauren Flüssigkeit einen Niederschlag von *Serumalbumin*. *Fette* (Stearin, Palmitin und Oleïn) sind gewöhnlich nur in sehr geringer Menge im Serum enthalten; sie nehmen zu nach reichlichem Fettgenuss und können dann dem Serum eine milchige Beschaffenheit verleihen. *Verseifte Fette*, *Cholesterin* finden sich in Spuren; *Traubenzucker* ist ein constanter Bestandtheil aller Blutsorten mit Ausnahme des Pfortaderblutes. Milchsäure, ebenso Buttersäure und andere flüchtige Fettsäuren sind bis jetzt nur im Gesammtblute nachgewiesen, finden sich aber ohne Zweifel sowohl im Serum wie in den Blutkörpern; nur im ersteren sind wahrscheinlich die ebenfalls aus dem Gesammtblut dargestellten stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte, *Harnstoff*, Kreatin, Kreatinin, Harnsäure, Hippursäure, enthalten. Nach Abscheidung dieser Substanzen bleibt noch ein Rest sog. *Extractivstoffe*, d. h. in Wasser löslicher Materien, die bis jetzt nicht von einander getrennt und rein dargestellt werden konnten. Ueber *Mineralbestandtheile* und *Gase* des Serums vgl. das Gesammtblut.

In 100 Theilen Pferdeblutplasma fand *Hoppe*:

Wasser . . .	90,84	Faserstoff . .	1,01
Feste Stoffe .	9,16	Albumin . .	7,76
Fette . . .	0,12	Lösliche Salze	0,64
Extracte . .	0,40	Unlösliche Salze	0,17

Die *Gewinnung von Blutplasma* ist wegen der raschen Gerinnung des aus der Ader gelassenen Blutes mit Schwierigkeiten verknüpft. Am besten eignet sich dazu nach F. *Hoppe* wegen der grossen Senkungsgeschwindig-

keit seiner Blutkörper das auf 0° erkältete Pferdeblut. Auch zur Darstellung reinen Faserstoffs und reinen Serums bedient man sich am zweckmässigsten des so getrennten Plasmas. Das aus dem Blutkuchen ausgeschiedene Serum ist immer durch Blutroth gefärbt, indem letzteres nicht im Plasma, wohl aber im Serum etwas löslich ist. Uebrigens ist auch das reine Serum gelblich gefärbt, von einem noch näher zu untersuchenden Farbstoffe herrührend, der wahrscheinlich von dem Hämoglobin abstammt.

Die genauere Kenntniss der Eiweisskörper des Plasmas ist neueren Ursprungs. Früher nahm man an, in dem Plasma seien nur zwei Albuminstoffe, Faserstoff und Serumeiweiss, enthalten. Der erstere sollte bei der Blutgerinnung einfach aus einer löslichen in eine unlösliche Modification übergehen. Panum unterschied zuerst den durch Neutralisation des Serums fällbaren Eiweisskörper als Serumcaseïn, A. Schmidt stellte die beiden Fibringeneratoren dar, er wies nach, dass das Serum noch ziemliche Mengen fibrinoplastischer Substanz, aber kein Fibrinogen mehr enthält, während umgekehrt in den serösen Transsudaten nach geschehener Fibrinausscheidung kein Paraglobulin, aber Fibrinogen vorkommt. Mischt man daher ein solches Transsudat mit Blutserum, so entsteht ein Fibrinniederschlag. Später wies dann Schmidt die weissen Blutkörperchen als die wahrscheinliche Quelle des Paraglobulin nach. Theilweise werden die genannten Eiweisskörper durch die Salze des Plasmas, namentlich das NaCl und $Na_2HP\Theta_4$, gelöst erhalten. Schon die blosse Verdünnung des Plasmas oder Serums bewirkt daher eine theilweise Ausfällung des Globulins, und zur Ausfällung des $Na_2\Theta$-Albuminats ist eben desshalb ein die Neutralisirungsgrenze etwas überschreitender Säurezusatz erforderlich. Das Serumalbumin kann nur sehr schwer durch Dialyse von den Salzen getrennt werden, und vollkommen salzfrei verliert es seine Löslichkeit in $H_2\Theta$ (Zahn). An eine Reindarstellung dieser drei Eiweisskörper ist übrigens um so weniger zu denken, als es fraglich ist, ob dieselben überhaupt reine Substanzen sind. So wird der durch $\Theta\Theta_2$ im Serum erzielte Niederschlag immer nur theilweise beim Durchleiten von Θ wieder gelöst, wahrscheinlich weil gleichzeitig ein Theil des $Na_2\Theta$-Albuminats, vielleicht sogar des Serumalbumins gefällt wird (Heynsius). Letzteres spaltet sich auch bei kurzer Aufbewahrung unter Alkohol in coagulirtes Albumin und in ein lösliches Globulin (Hoppe) *).

B. Die Blutkörper.

Die chemischen Bestandtheile der weissen Blutkörper (Lymphkörper) sind schon in §. 61 besprochen.

Die rothen Blutkörper bestehen aus dem farblosen Stroma und dem in dasselbe imbibirten rothen Farbstoff, dem Hämoglobin. Ausserdem enthalten sie Mineralbestandtheile, die theils mit dem Hämoglobin in Lösung gehen, theils an dem Stroma zurückbleiben, und Gase, die vorzugsweise an das Hämoglobin gebunden sind.

---

*) Panum, Virchow's Archiv Bd. 3. A. Schmidt, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1861 u. 62. Brücke, Wiener Sitzungsber. Bd. 55. Hoppe-Seyler, physiol.-chem. Analyse, 3. Aufl. Heynsius, Pflüger's Archiv Bd. 2. Zahn, ebend. Bd. 3.

1) Das Stroma kann nur sehr unvollkommen durch Behandeln des defibrinirten Blutes mit Wasser oder sehr verdünnten Salzlösungen, welche den Farbstoff in Lösung bringen, als gallertiger Bodensatz unter der wässerigen Hämoglobinlösung gewonnen werden. Es enthält: a) Eiweisskörper, unter ihnen Globulin, welches beim Vertheilen des Stromas in $H_2\Theta$ durch $C\Theta_2$ gefällt und durch Θ unvollkommen wieder gelöst wird; diese Lösung wirkt ebenso wie der ursprüngliche Bodensatz fibrinoplastisch; b) Lecithin und Cholesterin, welche durch Schütteln des Stromaniederschlags oder auch des defibrinirten Blutes mit Aether in Lösung gehen; Fett ist in den Blutkörpern nicht enthalten. Diese in Aether löslichen Bestandtheile sind es, durch die manche physikalische Eigenschaften der Blutkörper, namentlich ihre Schmelzbarkeit in der Wärme, ihre Löslichkeit in Aether und Chloroform (§. 64) bedingt sind. Die kernhaltigen Blutkörper der Vögel und Amphibien enthalten ausserdem Nucleïn (S. 255 u. f.).

Um das Stroma vom Farbstoff zu befreien, versetzt man defibrinirtes Blut etwa mit dem 10fachen Volum verdünnter NaCl-Lösung (1 Theil gesättigte Lösung auf 15—20 $H_2\Theta$), es sammeln sich dann die Stromata, grossentheils noch die Form der Blutkörper beibehaltend, als ein heller Bodensatz. Dieser in viel $H_2\Theta$ vertheilt gibt eine trübe Lösung, in welcher $C\Theta_2$ eine sehr durch Lecithin verunreinigte Globulinfällung bewirkt, die sich theilweise in Θ-haltigem Wasser wieder löst. Wahrscheinlich sind ausser dieser mit dem Globulin des Plasmas übereinstimmenden Substanz noch andere Eiweisskörper in dem Stroma enthalten. Heynsius hat es wahrscheinlich gemacht, dass ein Theil des Fibrins aus den Blutkörpern stammt. Es zeigt sich nämlich, dass die Fibrinmenge, welche man aus einer und derselben Blutsorte erhält, je nach der Behandlungsweise sehr verschieden ausfällt: so wird beim Schlagen des Blutes ein höherer Fibringehalt gefunden als beim Auswaschen des Blutkuchens; noch grösser wird die Fibrinmenge, wenn man vor eintretender Gerinnung phosphorsaures Natron zum Blute hinzufügt. Endlich fand Heynsius, dass die bei 0° durch Senkung vom Plasma befreiten Blutkörper des Pferdeblutes eine viel stärkere Fibringerinnung zeigen, als dem noch in ihnen eingeschlossenen Plasma entspricht. Nimmt man also mit A. Schmidt Globulin und Fibrinogen als die beiden Fibringeneratoren an, so muss das Stroma auch von der letzteren Substanz nicht unbeträchtliche Mengen enthalten. Die in Aether löslichen Stromabestandtheile lassen sich entweder aus dem nach der oben angegebenen Methode dargestellten Stroma oder unmittelbar durch Schütteln des defibrinirten Blutes mit Aether erhalten. Das auf der Oberfläche des durchsichtig gewordenen Blutes angesammelte Aetherextract zeigt beim Verdunsten unter dem Mikroskop theils die charakteristischen sog. Myelinformen des Lecithins (s. Nervensubstanz), theils Cholesterinkrystalle (S. 235). Die relativen Mengen von Lecithin und Cholesterin lassen sich quantitativ bestimmen, indem man aus dem P-Gehalt des Aetherextractes die Lecithinmenge berechnet und den Rest als Cholesterin betrachtet *).

*) A. Schmidt, a. a. O. Hoppe-Seyler, med.-chem. Untersuchung. 1—4. Heynsius, Pflüger's Archiv Bd. 2 u. 3.

2) Das *Hämoglobin* (Hämatoglobulin, Hämatokrystallin) scheidet sich aus concentrirten Lösungen bei 0° in rothen, meist dem rhombischen System angehörenden Krystallen aus. Es ist in kaltem Wasser und verdünntem Alkohol schwer, leichter in warmem Wasser löslich; sehr löslich ist es in verdünnten Alkalien. Durch Erhitzen auf 70 bis 80° C., durch concentrirten Alkohol sowie durch schwere Metallsalze, Säuren und concentrirte kaustische Alkalien werden die Hämoglobinlösungen zersetzt, indem sich das Hämoglobin in einen Eiweisskörper und in einen rothen oder braunen Farbstoff spaltet. Manche dieser Agentien, so namentlich höhere Temperatur, Alkohol, schwere Metallsalze und Mineralsäuren, schlagen den Eiweisskörper in coagulirter Form nieder, andere, wie die Alkalien und die organischen Säuren, behalten ihn in Lösung (als Alkalialbuminat oder Acidalbumin). Als Nebenproducte aller dieser Zersetzungen hat man ausserdem einige flüchtige Fettsäuren (Butter-, Ameisensäure) beobachtet (*Hoppe*).

Das Hämoglobin verbindet sich sehr leicht mit Sauerstoffgas; ein grosser Theil desselben ist daher als Sauerstoffverbindung, als *Oxyhämoglobin*, im Blute enthalten. 1 Grm. Hämoglobin absorbirt im Mittel (bei 0° und 1 Meter Druck) 1,3 Cubcm. Sauerstoff; dies würde, wenn man 1 Atom Eisen im Hämoglobin voraussetzte, einer Additionsverbindung $\Theta_2 + Hb$ entsprechen (*Preyer*). Das Oxyhämoglobin hat eine hell kirschrothe Farbe; das Spektrum hinreichend verdünnter Lösungen desselben zeigt zwei scharf begrenzte Absorptionsstreifen im gelben Theil des Spektrums (zwischen D und E). Im luftleeren Raum gibt es allmälig allen Sauerstoff her und geht so in reducirtes Hämoglobin über. Bei längerem Stehen des Blutes wird durch Oxydationsprocesse, die in demselben vor sich gehen, gleichfalls dem Oxyhämoglobin sein Sauerstoff entzogen, ebenso wird dieser beim Durchleiten von Kohlensäure ausgetrieben. Am schnellsten endlich wird durch reducirende Stoffe (Schwefelammonium, weinsaures Eisenoxydul, Zinnoxydul) das Oxyhämoglobin in reducirtes Hämoglobin verwandelt. Dieses ist von schwarzrother Farbe, daher dunkelt das Blut immer bei seiner Entstehung, sein Spektrum zeigt an der Stelle der zwei Oxyhämoglobinstreifen nur *einen* verwaschenen Absorptionsstreifen, es ist in Wasser löslicher als das Oxyhämoglobin und viel schwerer krystallisirbar. Schüttelt man seine Lösung mit Luft, so färbt sie sich sehr rasch wieder hellroth, indem das reducirte Hämoglobin Sauerstoff aufnimmt. Das Hämoglobin ist demnach ein Körper, welcher leicht Sauerstoff bindet, ihn aber auch leicht an andere oxydable Körper abgibt. Es wird dadurch geeignet zum Sauerstoffträger für die Oxydation der Gewebe.

Wie mit Sauerstoff, so kann das Hämoglobin auch mit einigen andern Gasen Verbindungen eingehen. Die wichtigsten dieser Gase sind: Kohlenoxyd, Stickoxyd und Cyanwasserstoff. Kohlenoxyd und Stickoxyd treiben den Sauerstoff aus dem Oxyhämoglobin aus und bilden dann mit dem Hämoglobin dauerhaftere Verbindungen als der Sauerstoff (Kohlenoxydhämoglobin, Stickoxydhämoglobin). Auf dieser Austreibung des Sauerstoffs

beruht die tödtliche Wirkung der letzteren Gase. Der Cyanwasserstoff geht erst nach längerer Berührung mit Hämoglobin eine Verbindung ein, diese ist dann aber in hohem Grade beständig. Die genannten Gasverbindungen des Hämoglobin zeigen ähnliche Absorptionsstreifen im Spektrum wie Oxyhämoglobin, nur sind dieselben etwas gegen Violett verschoben.

Bei den oben angeführten Zersetzungen des Hämoglobin spaltet sich in den meisten Fällen neben Eiweiss ein eisenhaltiger Farbstoff, das Hämatin, ab. Dieses ist in Wasser unlöslich, löst sich aber in Alkalien mit rothgrüner Farbe (Hämatinalkali) und bildet mit Salzsäure eine krystallisirbare Verbindung (Hämin, salzsaures Hämatin). Durch alle andern Säuren mit Ausnahme der HCl wird ein eisenfreier Farbstoff, Hämatoïn (eisenfreies Hämatin), gebildet, der, ebenfalls in Wasser unlöslich, von Säuren und von Aether mit brauner Farbe gelöst wird; neben dem Hämatoïn und Acidalbumin scheidet dann in diesem Fall immer Eisenoxydul aus dem Hämoglobin sich ab. Auch diese gefärbten Zersetzungsproducte des Hämoglobin zeigen charakteristische Absorptionsstreifen im Spektrum. (Fig. 44 S. 278).

Unter der Annahme, dass in einem Molecül Hämoglobin 1 Atom Eisen enthalten sei, hat Preyer die Formel $C_{600}H_{960}N_{154}FeS_{3}O_{179}$ aufgestellt, mit dem enormen Moleculargewicht 13332. Die Bestimmungen über Sauerstoffbindung des Hämoglobin entsprechen dann der Voraussetzung, dass das Oxyhämoglobin eine Verbindung $= O_2$-Hb ist. Bei der Verdrängung des O durch CO und NO tritt je 1 Molecül dieser Gase für 1 Mol. O ein. Aus der Thatsache, dass das Blut Wasserstoffsuperoxyd heftig zersetzt, hatte Schönbein bereits geschlossen, dass der Sauerstoff zum Theil als Ozon in den Blutkörpern enthalten sei. In der That fand dann Alex. Schmidt, dass frisch bereitete Guajaktinktur durch das Hämoglobin gebläut und Indigo im Verlauf einiger Tage entfärbt werde, und er vermuthete daher, das Hämoglobin verdanke seine oxydirenden Eigenschaften dem Umstande, dass sich sein Sauerstoff leicht mit freiem Sauerstoff (O_2) zu Ozon (O_3) verbinde. Von Pflüger ist jedoch gegen die Beweiskraft der Reactionen von Schmidt geltend gemacht worden, dass bei denselben stets eine Zersetzung des Hämoglobin stattfinde, während, wo dasselbe unzersetzt bleibe, nichts auf Bildung von Ozon oder, was damit im Wesentlichen gleichbedeutend wäre, von nascirendem O hindeute: so zersetzt das krystallisirte Hb das H_2O_2 nicht, und ebenso bleibt, wie A. Schmidt selbst gefunden hat, eine solche Zersetzung aus, wenn man vorsichtig H_2O_2 in die Venen eines lebenden Thieres injicirt *).

Krystalle des Hämoglobin sind zuerst von Reichert und Kölliker zufällig beobachtet, dann von Funke und Kunde mikroskopisch, von Lehmann im Grossen dargestellt worden. Der Letztere hielt jedoch an der älteren Ansicht fest, wonach die Lösung des Hämoglobin ein Gemenge eines eisenhaltigen Farbstoffs (Hämatin) und eines Eiweisskörpers (Globulin) sein sollte. L. erklärte daher die Blutkrystalle für Eiweisskrystalle, welche bloss durch die

*) A. Schmidt, hämatologische Studien, 1865, und Virchow's Archiv Bd. 29 u. 42. Pflüger, in seinem Archiv, Bd. 10.

Verunreinigung mit Hämatin gefärbt seien. Definitiv widerlegt wurde diese Meinung hauptsächlich durch das spektroskopische Verhalten des Hämoglobin, welches von demjenigen der aus ihm abzuscheidenden Farbstoffe durchaus abweicht. Zudem ist die Behauptung Lehmann's, dass die Blutkrystalle farblos erhalten werden können, nicht richtig. Die Fähigkeit des Blutes zu krystallisiren ist hauptsächlich nach der Thierspecies verschieden. Leicht krystallisirt das Blut von Meerschweinchen, Eichhörnchen, Ratten, Hunden, Pferden, schwer das Blut vom Menschen, Kaninchen, Rinde u. s. w. Um mikroskopische Blutkrystalle darzustellen, genügt es in defibrinirtem Blute durch mehrmaliges Gefrierenlassen und Wiederaufthauen oder durch Chloroform u. dergl. die Blutkörper zu lösen: ein Tropfen so behandelten Hunde- oder Meerschweinchenblutes unter das Deckglas gebracht krystallisirt unmittelbar beim Verdunsten. Im Grossen lässt sich Hämoglobin am besten krystallisirt gewinnen, wenn man zunächst das defibrinirte Blut mit NaCl-Lösung vermischt, um durch Senkung die Blutkörper vom Serum zu reinigen, dann durch wiederholtes Gefrieren die Blutkörper zur Lösung bringt

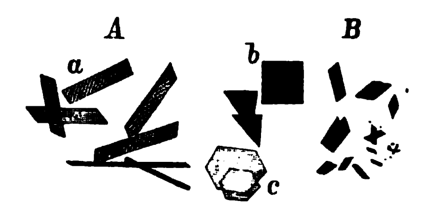


Fig. 43. A Hämoglobin, a aus menschlichem Blute, b vom Meerschweinchen, c vom Eichhörnchen. B Salzsaures Hämatin (Hämin).

und die so gewonnene Hämoglobinlösung mit verdünntem Alkohol versetzt einige Tage bei 0° stehen lässt. Die Krystalle sind aber nicht haltbar, sie zerfliessen leicht bei höherer Temperatur, und das Hämoglobin zersetzt sich. Fast alle so dargestellten Krystalle gehören dem rhombischen System an, das Meerschweinchenblut zeigt gewöhnlich hemiedrische, tedraëderähnliche Formen; allein das Eichhörnchenblut krystallisirt hexagonal (v. Lang) *).

Zur Untersuchung der Absorptionsspektren des Hämoglobin seiner Gasverbindungen und Zersetzungsproducte bringt man vor den durch eine Gas- oder Petroleumflamme erleuchteten Spalt des Spektralapparats ein Gefäss mit planparallelen Glaswänden, in welchem sich die zu untersuchende Lösung befindet **). Concentrirtere Lösungen bewirken ausgebrei-

*) Reichert, Müller's Archiv 1849 u. 52. Kölliker, Ztschr. f. wiss. Zool. 1849. Funke, Ztschr. f. rat. Med. 1851 u. 52. Lehmann, physiol. Chemie. 2. Aufl. Bd. 1. Rollet und v. Lang, Wiener Sitzungsberichte Bd. 46.

**) Zur Wahrnehmung der Absorptionsstreifen des Oxyhämoglobin und der übrigen Gasverbindungen genügt es, die verdünnte Blutlösung in ein Proberöhrchen zu bringen, dieses hinter einen in einen schwarzen Pappschirm gemachten Schlitz zu halten und den letzteren durch ein Prisma von mindestens 57° Brechungswinkel zu betrachten. Für die Untersuchung des reducirten Hämoglobin

tetere schwarze Schatten im Spektrum. Um die für jeden Körper charakteristischen Absorptionserscheinungen zu erhalten, müssen daher die Lösungen in geeignetem Grade verdünnt werden. Eine Oxyhämoglobinlösung zeigt auf diese Weise die beiden Streifen in 1 (Fig. 44). Ein Tropfen einer reducirenden Lösung hinzugefügt, lässt diese Streifen allmälig erblassen und dafür das Spektrum des reducirten Hämoglobin (2) auftreten. Setzt man etwas Säure zur Hb-Lösung, so erscheint statt der beiden Θ-Hb-Streifen der Schatten bei C (3), der übrigens bei verschiedenen Säuren eine etwas wechselnde Lage hat. Wird die durch concentrirte Essigsäure zersetzte Hb-Lösung mit Aether geschüttelt, so nimmt dieser einen braunen Farbstoff auf, der das Spektrum (4) zeigt. Wird endlich die ursprüngliche Hb-Lösung mit concentrirtem Alkali versetzt, so erscheint nach einiger Zeit das Hämatinspektrum (5). Zum Auftreten dieses Spek-

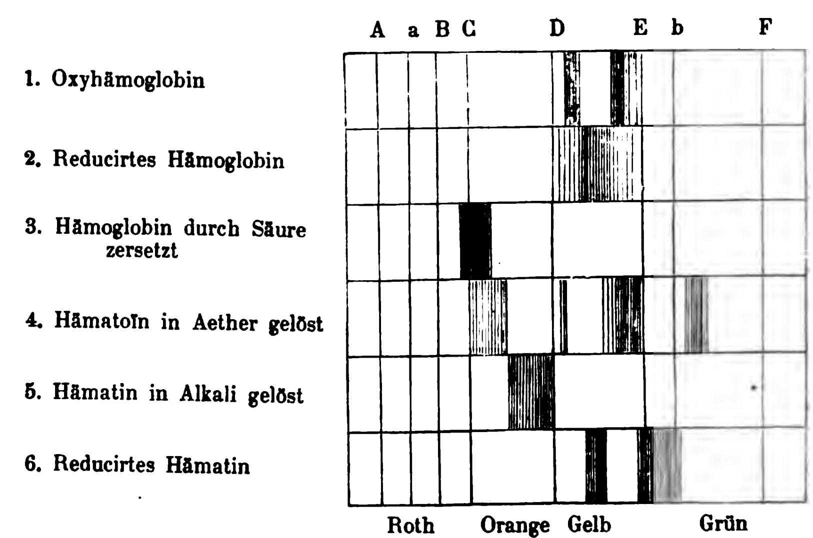


Fig. 44. Spektra des Hämoglobin und seiner wichtigsten Zersetzungsproducte.

trums ist Luftzutritt unerlässlich. Wirkt das Alkali auf Hb bei Luftabschluss ein, so nimmt die Lösung eine purpurrothe Färbung an, es entsteht dabei ein noch näher zu untersuchender Farbstoff (Hämochromogen nach Hoppe), der erst bei Θ-Zutritt in Hämatin übergeht. Auch lässt sich diesem letzteren, ebenso wie dem Hb, durch Reductionsmittel Θ entziehen: es entsteht so das Spektrum 6 (Stokes). Dieses reducirte Hämatin ist aber nach seinen spektroskopischen Eigenschaften vom Hämochromogen verschieden. In gleicher Weise lässt sich die Einwirkung der Gase auf das Hämoglobin unmittelbar am Spektralapparat verfolgen. Beim Durchleiten von ΘΘ oder NΘ entstehen die Gasverbindungen

---

und der Zersetzungsproducte kann man aber den Spektralapparat nicht wohl entbehren. Zur Untersuchung minimaler Blutmengen construirten Hartnack und Zeiss neuerdings Mikrospektroskope, die mit den gewöhnlichen Mikroskopen dieser Optiker verbunden werden können.

ȻƟ-Hb, NƟ-Hb, wobei die beiden Absorptionsstreifen des Ɵ-Hb sich etwas gegen Violett verschieben. Das CyH-Hb erhält man, da der Ɵ des Ɵ-Hb nicht durch CyH ausgetrieben wird, nur durch directe Einwirkung von CyH auf red. Hb bei Luftabschluss. Lässt man CyH auf Oxyhämoglobin wirken, so entsteht eine Ɵ-haltige Verbindung, wie es scheint eine Additionsverbindung von CyH und Ɵ-Hb; die nämliche Verbindung scheint sich bei der Einwirkung von Cyangas auf Ɵ-Hb zu bilden. Von besonderem Interesse ist endlich die Einwirkung der $ȻƟ_2$ auf das Hämoglobin. Längeres Durchleiten von $ȻƟ_2$ lässt die beiden Streifen des Ɵ-Hb erblassen, es tritt dann zunächst der Schatten des red. Hb auf, endlich bei fortgesetzter Einwirkung der $ȻƟ_2$ erfährt das Hb eine theilweise Zersetzung, es entsteht ein Eiweissniederschlag, während ein Absorptionsstreifen auftritt von ähnlicher Lage wie das Säureband 3, nur etwas weiter nach rechts gerückt. Man hat angenommen, dass hierbei ein besonderes Umwandlungsproduct des Hb, Methämoglobin, entstehe: dieser Körper ist aber nicht dargestellt, vielleicht ist er nur ein Gemenge von reducirtem und durch Säure zersetztem Hämoglobin*).

Von den soeben erwähnten gefärbten Zersetzungsproducten des Hämoglobin kann das Hämatin ($Ȼ_{68}H_{70}N_8Fe_2Ɵ_{10}$ Hoppe) aus seiner alkalischen Lösung durch Neutralisiren als ein amorphes grünbraunes Pulver gefällt werden, welches in Alkalien unverändert, in Säuren aber nur unter Zersetzung (Uebergang in das Fe-freie Hämatoïn) löslich ist. Seine Verbindung mit HCl, das Hämin (Hämatin + 2 HCl nach Hoppe), bietet durch seine leichte Krystallisirbarkeit für die Erkennung von Blut, Blutflecken u. dgl. ein forensisch wichtiges Hülfsmittel, welches auch da noch anwendbar ist, wo Zersetzung eingetreten und daher andere Anhaltspunkte (mikroskopische Eigenschaften, Hämoglobinspektrum) im Stiche lassen. Zur Darstellung mikroskopischer Häminkrystalle verreibt man eine Spur der betreffenden Substanz auf dem Objectträger mit einem Körnchen Kochsalz, bedeckt mit dem Deckglas und fügt vom Rande des letztern aus einen Tropfen Eisessig bei; dann wird das Object einen Augenblick gelinde erwärmt, bis die Flüssigkeit Blasen wirft. Nach einigen Minuten ruhigen Stehens ist das Sehfeld von zahllosen kleinen Häminkrystallen erfüllt. Einen ähnlichen Weg hat Hoppe eingeschlagen, um das salzsaure Hämatin im Grossen darzustellen. Aus diesem kann dann, durch Lösen der Krystalle in NH_3 und Extraction des NH_4Cl mit Wasser nach vorherigem Eindampfen, ein reineres Hämatin als nach der oben angegebenen Darstellungsweise gewonnen werden. Viele Körper, welche von den Autoren als Hämatin beschrieben sind, namentlich alle, zu deren Darstellung Säuren verwendet wurden (Hämatin von Lecannu, Wittich u. A.), sind Gemenge von Hämatin und Hämatoïn, manchmal mit noch andern Substanzen (Acidalbumin, Eisenvitriol) verunreinigt. Das durch längere Einwirkung von $ȻƟ_2$ aus Hämoglobin gespaltene Hämatin und Eiweiss soll nach Preyer, wenn man einen Ɵ-Strom durch die Lösung leitet, sich wieder zu Oxyhämoglobin restituiren, namentlich wenn eine Spur $K_2Ɵ$ hinzugefügt wird. P. schliesst dies aus dem Wiederauftreten der Oxyhämoglobinstreifen, nachdem zuvor nur noch die Hämatinstreifen zu sehen waren. Der Versuch ist aber nicht ganz einwurfsfrei, weil der Streifen des reducirten Hämoglobin in einer Flüssigkeit, welche nur Spuren davon

*) Hoppe-Seyler, Virchow's Archiv Bd. 23 u. 29 und med.-chem. Unters., 1—4. Stokes, phil. Mag. 1864. Preyer, die Blutkrystalle, 1871. (Vgl. ausserdem die im letzteren Werk angeführte Literatur.)

enthält, nicht mehr sichtbar ist, während die Oxyhämoglobinstreifen in gleicher Verdünnung noch sehr deutlich zu sehen sind. Eine Synthese aus reinem Hämatin und Eiweiss gelang nicht. Das Hämatoïn (eisenfreie Hämatin, $C_{68}H_{74}N_8O_{12}$ Hoppe) wird aus Hämoglobin oder Hämatin durch Behandlung mit Säuren erhalten; wird die saure Lösung mit Alkali übersättigt, so nimmt der Farbstoff wieder Eisen auf, und das Hämatin wird auf diese Weise reconstituirt, was sich am einfachsten an dem Wechsel der Spektralerscheinungen verfolgen lässt (Fig. 44, 3 u. 5). Aether nimmt das Hämatoïn auf, und es krystallisirt aus dieser ätherischen Lösung in unregelmässig verbogenen Formen (Preyer). Ein ferneres Zersetzungsproduct des Hämoglobin, welches bis jetzt nicht künstlich dargestellt ist, aber im Thierkörper an einzelnen Stellen (in der Milz) normal, an andern (in Blutextravasaten) pathologisch vorkommt, ist das Hämatoïdin. Dasselbe wird in gelbrothen Krystallen gefunden, die genau den Bilirubinkrystallen (S. 235) gleichen. Hiernach sowie nach ihrer Löslichkeit in Chloroform u. s. w. stimmen beide Stoffe überein, daher sie auch von Vielen für identisch gehalten werden. Nach Preyer zeigt aber eine Hämatoidinlösung Absorptionsstreifen im Spektrum, was beim Bilirubin nicht der Fall ist*).

C. Das Gesammtblut.

1) Quantitatives Verhältniss der Blutkörper und des Plasmas sowie ihrer Hauptbestandtheile. Nach den Zählungen von Vierordt enthält 1 Cub.-Millim. menschliches Venenblut im Mittel beim Manne 5 Millionen, beim Weibe 4½ Millionen rothe Blutkörper. Auf 300 rothe Blutkörper kommt aber nach Moleschott im gemischten Venenblut des gesunden Menschen nur 1 Lymphkörper. 100 Gewichtstheile Blut enthalten etwa 40 Theile Blutkörper und 60 Plasma; die festen Bestandtheile der Blutkörper machen ferner ungefähr 40 Proc. ihrer Masse aus, während das Plasma nur gegen 10 Proc. fester Stoffe enthält. Die Menge des Hämoglobin beträgt 12—15 Proc. des Gesammtblutes, also 30—37 Proc. der feuchten, 75—92 der trockenen Blutkörper. Die Menge der andern organischen Bestandtheile der Blutkörper (Eiweissstoffe, Lecithin und Cholesterin) ist sehr gering, ebenso der Aschenbestandtheile. Unter den festen Bestandtheilen des Plasmas überwiegen die Eiweissstoffe, dazu kommt etwas Fett und Extracte (Zucker, Harnstoff u. s. w.), sowie die Aschenbestandtheile. Zwischen den Salzen der Blutkörper und des Plasmas findet ein eigenthümlicher Gegensatz statt: in den ersteren überwiegen nämlich die Kalisalze und Phosphate (KaCl, PO_8Ca_3, PO_8Mg_3 nebst etwas PO_4Na_2H), im letzteren die Chlor- und Natronsalze (NaCl, PO_4Na_2H, CO_3Na_2 nebst freiem Na_2O, die beiden letzteren sind in der Asche zu schwefel- und phosphorsaurem Na_2O verbrannt). Das frische Plasma oder Serum reagirt deutlich alkalisch, ebenso der Inhalt der Blutkörper, doch nimmt letzterer sehr bald im gelassenen Blute saure Reaction an (s. §. 66).

---

*) Virchow, in seinem Archiv Bd. 1 (Hämatoidin). Hoppe-Seyler, med.-chem. Untersuchungen und Anleitung zur physiol.-chem. Analyse. 3. Aufl. Preyer, a. a. O.

Da theils die Vertheilung der Blutkörper im Plasma, theils der Gerinnungsvorgang des Faserstoffs einer sicheren Trennung der im Blute präformirten Bestandtheile grosse Schwierigkeiten entgegensetzen, so ist die physiologische Blutanalyse kaum erst in ihren Anfängen begriffen. Die älteren Methoden von Figuier und Dumas, Becquerel und Rodier, Scherer, C. Schmidt sind als obsolet zu betrachten. Bei Blutsorten, deren Körperchen rasch sich senken, hat Hoppe folgenden Weg eingeschlagen, um das quantitative Verhältniss der Blutkörper zum Plasma festzustellen. Er liess diese Senkung bei 0° vor sich gehen, schöpfte dann eine gemessene Quantität Plasma ab und bestimmte dessen Fibringehalt, ebenso den Fibringehalt des Blutkuchens. Da nun das Fibrin nur dem Plasma angehört und aus der getrennten Analyse des letzteren die einer bestimmten Faserstoffmenge entsprechende Plasmamenge bekannt ist, so ergibt sich hieraus unmittelbar der Plasmagehalt des Blutkuchens. Zieht man nun vom Gewicht des Blutkuchens das Gewicht des in ihm enthaltenen Plasmas ab, so bleibt das Gewicht der Blutkörper allein übrig. Auf diese Weise fand H. in 100 Theilen Pferdeblut:

32,62 Blutkörper

In 100 Theilen Blutkörper:

Wasser	56,50
Feste Stoffe	43,50

In 100 Theilen trockener Blutkörper vom Menschen fanden Hoppe und Jüdell:

Eiweissstoffe	12,24
Hämoglobin	86,79
Lecithin	0,72
Cholesterin	0,25

67,38 Plasma.

In 100 Theilen Plasma:

Wasser	90,84
Feste Stoffe	9,16
Fibrin	1,01
Albumin	7,76
Fette	0,12
Extracte	0,40
Lösl. Salze	0,64
Unlösl. Salze	0,17

Lecithin und Cholesterin sind in der S. 274 angegebenen Weise (wegen der Unvollständigkeit des Aetherextractes nur annäherungsweise) ermittelt *).

In 100 Theilen Menschenblut fand C. Schmidt 17,53 feste Stoffe, worunter 0,85 Aschenbestandtheile (nach Abzug des dem Hämoglobin zufallenden Eisens). Davon waren nach seiner Berechnung

	in den Blutkörpern	in dem Plasma
Schwefelsaures Kali	0,006	0,013
Chlorkalium	0,135	0,027
Chlornatrium	—	0,341
Phosphorsaures Kali	0,083	—
„ Natron	—	0,026
Kali	0,034	—
Natron	0,087	0,064
Phosphors. Kalk- u. Bittererde	0,008	0,033
	0,353	0,504

Ausserdem enthält die Blutasche 8—9 Proc. Eisenoxyd, durch welches sie roth gefärbt ist. Auch die Schwefelsäure und ein Theil der Phosphorsäure sind

*) Schmidt, Charakteristik der Cholera, 1851. Hoppe (und Sacharjin), Virchow's Archiv Bd. 21, und med.-chem. Unters.

jedenfalls organischen Ursprungs. Dafür ist im Blute selbst kohlensaures Alkali und wahrscheinlich mehr freies $Na_2\Theta$ enthalten als in der Asche. In den Extracten des Blutes sind die auf S. 272 angegebenen Serumbestandtheile gefunden worden. Auch Spuren von Indican sollen im Blute vorkommen. Ammoniak wurde von Thiry im Vacuum aus dem Blute gewonnen; hierbei konnte sich aber durch Wirkung des $H_2\Theta$ auf den atmosphärischen N salpetrigsaures NH_3 gebildet haben. Doch erhält man Spuren von NH_3 auch noch dann, wenn Blut bei Luftabschluss durch einen H-Strom entgast (Kühne und Strauch, Bichlmayr), oder wenn Blut unmittelbar aus der Ader in ein verschlossenes Gefäss gebracht wird, dessen Deckel mit Säure benetzt ist, um das NH_3 zu binden (Brücke). Es ist aber sehr zweifelhaft, ob nicht in diesen Fällen das NH_3 durch Zersetzung anderer N-haltiger Blutbestandtheile entsteht *).

Zur Bestimmung des Hämoglobin sind folgende Methoden angewandt worden: 1) Man berechnet das Hb aus dem Eisengehalt (das trockene Hb enthält 0,42 Proc. Fe). 2) Man vergleicht die Farbe des Blutes mit der einer reinen Hämoglobinlösung, indem man eine kleine Quantität des Blutes mit einer grossen abgemessenen Menge Wassers verdünnt und dann die Hämoglobinlösung von bekanntem Gehalt ebenfalls so weit verdünnt, dass beide Farben gleich sind; die Bestimmung wird am besten in zwei Glaskästen mit planparallelen Wänden (Hämatinometer) ausgeführt (Hoppe). Zweckmässig sättigt man zuvor das Blut sowie die Hb-Lösung mit $C\Theta$, wegen der grösseren Haltbarkeit des $C\Theta$-Hb. 3) Man benützt die Eigenschaft concentrirter Hämoglobinlösungen am Spektroskop alles Licht mit Ausnahme des rothen zu absorbiren. Es wird zuerst ermittelt, wie verdünnt eine Normalhämoglobinlösung sein muss, damit bei 1 Cm. Dicke der Flüssigkeitsschichte, bei gegebener Lichtstärke und Stellung des Spektralapparats das erste grüne Licht auftritt; dann wird ermittelt, um wieviel das betreffende Blut verdünnt werden muss, bis sich dieselbe Erscheinung zeigt. Ist k der Procentgehalt der Normallösung, w das zugesetzte Wasser, b das abgemessene Blutvolum, so ist der Procentgehalt x des Blutes $= \frac{k(w+b)}{b}$ (Preyer). 4) Man theilt den Spalt des Spektralapparats in zwei Hälften, durch deren eine das Licht unverändert hindurchtritt, während es bei der andern eine Schichte Blut oder hämoglobinhaltiger Flüssigkeit von 1 Cm. Dicke passiren muss. Jede Hälfte kann selbständig durch eine Mikrometerschraube um genau messbare Grössen verengt werden. Ausserdem wird das ganze Spektrum abgeblendet mit Ausnahme einer Stelle, an welcher die Absorption ein Maximum ist. Die Absorptionsgrösse wird nun dadurch bestimmt, dass die freie Hälfte des Spaltes so lange verengt wird, bis die Lichtstärke derjenigen der andern Hälfte gleich erscheint. Aus dem Verhältniss beider Spaltengen ergibt sich nun die Absorptionsgrösse und aus dieser vermittelst einer ein für alle Mal empirisch entworfenen Tabelle der Hämoglobingehalt. (Vierordt.) **)

---

*) Thiry, Ztschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 17. Kühne und Strauch, med. Centralbl. 1864. Bichlmayr, Ztschr. f. Biologie, Bd. 1. Brücke, Wiener Sitzungsber. 1868.

**) Hoppe, physiologisch-chemische Analyse, 3. Aufl. Preyer, Ann. der Chem. u. Pharm. 1866. Vierordt, die Anwendung des Spektralapparats zur Photometrie der Absorptionsspektren, 1873.

Zur Zählung der Blutkörper versetzt Vierordt ein genau gemessenes kleines Blutvolum mit einer ebenfalls genau gemessenen Menge einer die Blutkörper nicht verändernden Flüsssigkeit (Gummilösung), dann wird von dieser Mischung in einer Capillarröhre eine kleine Quantität abgemessen und auf dem Objectglas des Mikroskops ausgebreitet. Eines ähnlichen Verfahrens bedienten sich Welcker sowie Malassez. Der Erstere hat die Zählungsmethode auch zur Bestimmung des absoluten Volums oder Gewichts der Blutkörper angewandt. Er ermittelte zunächst durch Zählung die Blutkörperzahl und suchte dann das Volumen eines Blutkörpers zu bestimmen. Dieses mit der Blutkörperzahl multiplicirt gibt das Gesammtvolum der Blutkörper, und dieses wieder mit dem specifischen Gewicht multiplicirt gibt deren Gasammtgewicht. W. berechnete das Volum des einzelnen Blutkörperchens als Cylinder und suchte dann den wegen der centralen Aushöhlung entstehenden Fehler mit Zuhülfenahme eines Blutkörpermodells von der 5000fachen Grösse auszugleichen, indem er das Gewicht des letzteren zuerst als Cylinder und dann nach Herstellung einer derjenigen des Blutkörpers ähnlichen centralen Depression bestimmte. Es ergab sich so das Volum eines Blutkörperchens = 0,0000000782 Cubik-Millim., die Oberfläche desselben = 0,0001294 □ Millim. Da 1 Cub.-Mm. Blut 5 Millionen Körperchen enthält, so kommt diesen zusammen ein Volum von 0,36 Cub.-Mm. zu. Das spec. Gewicht der Blutkörper ist nach Welcker = 1,105; setzt man dasjenige des Gesammtblutes im Mittel = 1,055, so ergibt sich, dass in 100 Gewichtstheilen Blut 33,9 Gewichtstheile Blutkörperchen enthalten sind, ein Resultat, das mit den Mittelzahlen von Hoppe in der That nahe übereinstimmt. Trotzdem ist diese Methode nur eine sehr approximative, da die bei der Volumbestimmung des einzelnen Blutkörperchens begangenen kleinen Fehler, die nicht zu vermeiden sind, beim Schlussresultat enorm vervielfältigt zum Vorschein kommen *).

Das Verhältniss der farblosen zu den farbigen Körperchen des Blutes gibt Moleschott im Mittel aus vielen Bestimmungen = 1 : 335, die Angaben anderer Beobachter schwanken zwischen 1 : 157 und 1 : 1761. Bei Kindern soll die relative Zahl der Lymphkörper am grössten sein und mit dem Alter allmälig abnehmen; bei Männern soll sie grösser sein als bei Frauen; doch steigt dieselbe zur Zeit der Schwangerschaft und Menstruation. Im nüchternen Zustand ist sie kleiner als nach geschehener Nahrungsaufnahme, namentlich nimmt sie nach eiweissreicher Nahrung zu. Dies ändert sich jedoch bei längerer Nahrungsentziehung. So fand Pury nach einer dreiwöchentlichen Hungerkur die relative Zahl der Lymphkörper vergrössert. Eine enorme Vermehrung derselben beobachtet man in der nach diesem Symptom benannten Krankheit, der Leukämie. Das Verhältniss der farblosen zu den farbigen Körperchen fand sich hier in extremen Fällen bis auf 1 : 3 gesteigert **).

---

*) Vierordt, Archiv für physiol. Heilkunde, Bd. 11. Welcker, Archiv des Ver. f. gem. Arb. Bd. 1, Prager Vierteljahrsschrift Bd. 4 und Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 20. Malassez, arch. de physiol., 1874.

**) Moleschott und Marfels, Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, Bd. 1. Hirt, Müller's Archiv 1856. de Pury, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 8.

2) Die Blutgase. In 100 Raumtheilen Blut sind im Mittel 45 Raumtheile Gas (bei 0° Temperatur und 1 Meter Quecksilberdruck) enthalten, nämlich 30 Vol. Kohlensäure, 14 Vol. Sauerstoff und 1—2 Vol. Stickstoff. Um die Vertheilung dieser Gase an die Hauptbestandtheile des Blutes, Plasma und Blutkörper, zu ermitteln, würde es, da die Gase des Plasmas ausschliesslich an die Serumbestandtheile gebunden sind, genügen einerseits das Serum, anderseits die Blutkörper auf ihren Gasgehalt zu untersuchen. Nun stehen uns aber keine Mittel zu Gebot, die Blutkörper vollständig zu isoliren. Es bleibt uns daher nur übrig das Serum und das Gesammtblut hinsichtlich ihres Gasgehalts zu vergleichen, um aus den erhaltenen Resultaten den Gasgehalt der Blutkörper zu erschliessen.

a) Gase des Serums. Das Serum enthält O und N bloss im absorbirten Zustande, beide in so geringer Menge (1—1,8 Volumproc.), dass kaum das Serumwasser damit gesättigt ist. Dagegen beträgt die im Serum enthaltene CO_2 im Mittel 35 Volumproc. (bei 1 M. Druck und 0°). Unter der Luftpumpe gibt das Serum seinen gesammten O und N, aber nur einen Theil seiner CO_2, nach Pflüger ungefähr 30 Vol. auf 100 Vol. Serum, her. Die übrigen 3—7 Vol. werden nur auf Zusatz einer Säure erhalten. Von der im luftleeren Raum frei werdenden CO_2 ist ein Theil einfach vom Wasser des Serums absorbirt, der grössere Theil ist locker chemisch gebunden, d. h. so gebunden, dass er nicht erst durch Säuren, sondern schon durch Auskochen im luftleeren Raum befreit werden kann. Im Serum sind zwei Verbindungen enthalten, durch welche freie CO_2 locker chemisch gebunden wird: 1) die Soda, CO_3Na_2; die in ihr enthaltene CO_2 ist ohne Zweifel derjenige Theil dieses Gases, der erst durch Säuren ausgetrieben werden kann; findet nun aber das einfach kohlensaure Natron in einer Flüssigkeit freie CO_2 vor, so bindet es ein weiteres Molecül CO_3H und bildet doppeltkohlensaures Natron, $2(CO_3HNa)$, das schon im luftleeren Raum CO_2 abgibt und wieder zu CO_3Na_2 wird; 2) zweibasisch phosphorsaures Natron (PO_4HNa_2), welches, wie Fernet nachwies, gleichfalls die Eigenschaft hat freie CO_2 zu binden, und zwar in verdünnteren Lösungen auf je 1 Molecül PO_4 2 Molecüle CO_2. So enthält demnach das Serum die Kohlensäure wahrscheinlich in folgenden Zuständen: 1) einfach absorbirte: sie wird beim Evacuiren mit der Luftpumpe zuerst erhalten; 2) locker chemisch gebundene (theils an CO_3Na_2 als weiteres Molecül CO_2, theils an PO_4HNa_2): sie wird ebenfalls durch Auspumpen, aber langsamer erhalten; 3) fest chemisch gebundene (als CO_3Na_2): sie kann nur durch Säuren (Weinsäure, PO_4H_3) ausgetrieben werden.

b) Gase des Gesammtblutes. Der Stickstoff ist, wie im Serum, so auch im Gesammtblut lediglich absorbirt. Dagegen enthält das letztere neben absorbirter und chemisch gebundener CO_2 eine grosse Menge chemisch gebundenen Sauerstoffgases. Aus dem Gesammtblute kann sämmtliche Kohlensäure durch lange fortgesetztes Auskochen im luftleeren

Raum erhalten werden. Ebenso gibt das Serum, welches im Vacuum möglichst vollständig entgast wurde, unter der Luftpumpe neue CO_2 her, wenn man dasselbe mit defibrinirtem Blute versetzt (Preyer). Aus diesen Thatsachen folgt, dass die Blutkörper auf das Serum gleich einer schwachen Säure wirken. Wahrscheinlich sind es hauptsächlich bei der allmäligen Zersetzung des Hämoglobin und des Stromas entstehende Fettsäuren, welche diese Wirkung ausüben; auch scheint sich das Hämoglobin selbst wie eine schwache Säure zu verhalten (s. §. 66). Durch eine höhere Temperatur (von etwa 40° C.) wird die Zersetzung beschleunigt: aus einem auf 0° erkälteten Blute dagegen konnte auch durch lange fortgesetztes Auspumpen nicht die gesammte CO_2 erhalten werden (Pflüger). Ebenso wirkt der O des Blutes beschleunigend auf die Zersetzung. Arterielles oder zuvor mit Luft geschütteltes venöses Blut geben daher schneller ihre CO_2 her als das unveränderte Venenblut (Schöffer und Preyer). Doch geht, nachdem aller O aus dem Blute entwichen ist, noch die CO_2-Entwicklung im Vacuum fort; es kann also nicht dem O ein directer Einfluss auf die Austreibung der CO_2 zugeschrieben werden, sondern derselbe ist wahrscheinlich nur an der Bildung einiger der Zersetzungsproducte, welche als Blutkörpersäure wirken, betheiligt. Der grössere Theil der Kohlensäure des Blutes ist an das Serum gebunden. Dagegen enthält dasselbe durchaus nicht alle oder auch nur alle chemisch gebundene CO_2. Vielmehr hat A. Schmidt durch Vergleichung des CO_2-Gehalts vom Serum und Gesammtblut unter Berücksichtigung des Voluminhalts der Blutkörper nachgewiesen, dass jedenfalls ein Theil, unter Umständen sogar ein beträchtlicher Theil der CO_2 in den Blutkörpern enthalten ist. Der Unterschied zwischen dem CO_2-Gehalt des Gesammtblutes und des Serums schwankte in verschiedenen Versuchen zwischen 1,5 und 8 Volumprocenten. Die Salze, an welche die CO_2 in den Blutkörpern gebunden ist, sind wahrscheinlich die nämlichen wie im Serum.

Das arterielle Gesammtblut enthält durchschnittlich etwa 16,5 Volumproc. Sauerstoff, demnach viel mehr als das Serum; und da das letztere kaum so viel enthält, als dem Absorptionscoëfficienten seines Wassers entspricht, so müssen wir schliessen, dass der sämmtliche chemisch gebundene Sauerstoff den Blutkörpern, beziehungsweise dem Hämoglobin zukommt. Der Hämoglobinsauerstoff ist lose gebunden, so dass er im Vacuum gewonnen werden kann. Dennoch ist es bis jetzt beinahe unmöglich gewesen ihn vollständig zu erhalten, weil er sich im Moment, wo ihn das Hämoglobin frei lässt, theilweise mit oxydabeln Körpern verbindet, die sich im Blute vorfinden. Die Trennung des Sauerstoffs vom Blute wird ausser durch verminderten Druck wesentlich begünstigt durch erhöhte Temperatur. Die Trennung und Bindung des Sauerstoffs durch das Hämoglobin ist daher mit höchster Wahrscheinlicheit als eine Dissociation zu betrachten (vergl. S. 42): bei gegebenem Druck ist eine bestimmte Temperatur erforderlich, um den O aus seiner Verbindung auszutreiben; und

mit Erhöhung des Drucks oder Erniedrigung der Temperatur wird derselbe wieder gebunden. Der Druck und die Temperatur, bei denen die Dissociation vor sich geht, haben aber für das Oxyhämoglobin sehr niedrige Werthe: bei 20 Mm. Sauerstoffdruck wurde z. B. die Dissociationstemperatur = 12° C. gefunden (Worm Müller). Da die locker gebundene Kohlensäure ebenfalls durch verminderten Druck und erhöhte Temperatur frei wird, so kann auch der Wechsel dieses Gases auf Dissociation beruhen. Indem aber, wie wir in §. 66 sehen werden, zugleich fortwährend stärkere Säuren im Blute sich bilden, muss die Dissociation der $ꞒƟ_2$ immer zugleich durch ihre chemische Austreibung unterstützt werden, so dass, auch wenn der Druck wieder zunimmt und die Temperatur wieder sinkt, doch das Gas nicht wieder vom Blute gebunden wird.

Magnus stellte zuerst fest, dass $ꞒƟ_2$ und Ɵ dem Blute gegenüber nicht dem Dalton'schen Gesetze folgen, und er schloss hieraus, dass ein Theil beider Gase nicht mechanisch absorbirt, sondern chemisch gebunden sei. Lothar Meyer suchte dann das Mengeverhältniss der chemisch gebundenen zur absorbirten $ꞒƟ_2$ zu bestimmen, indem er das Blut unter der Luftpumpe auskochte und hierauf den Rest der $ꞒƟ_2$ durch Weinsäure entfernte. Die später unter Ludwig's Leitung von Setschenow, Schöffer u. A. mit vollkommeneren Vorrichtungen angestellten Versuche zeigten jedoch, dass auch von der chemisch gebundenen $ꞒƟ_2$ ein nicht unbeträchtlicher Theil bei wiederholtem Auskochen im Vacuum entweicht. Setschenow und Schöffer gewannen aus dem Gesammtblute ziemlich constant $^1/_{10}$ der $ꞒƟ_2$ erst durch Säuren, aus dem Serum allein fast die Hälfte der gesammten $ꞒƟ_2$. Pflüger endlich erhielt bei der Untersuchung arteriellen Hundebluts folgende Resultate:

	Gesammte Gasmenge in 100 Vol.	Ɵ	N	$ꞒƟ_2$ Durch Auskochen	$ꞒƟ_2$ Durch $PƟ_4H_3$	$ꞒƟ_2$ Gesammtmenge
Gesammtblut . . .	39,5	7,9	2,6	29,0	0	29,0
Serum	—	—	—	33,9	3,7	37,6
„	—	—	—	26,8	7,1	33,9.

Die Vertheilung der $ꞒƟ_2$ auf Serum und Blutkörper ermittelte A. Schmidt, indem er zuerst die Gesammtmenge $ꞒƟ_2$ in 100 Vol. Blut (B), dann in 100 Vol. Serum (S) ermittelte. Wäre nun der Quotient $\frac{B}{S} = 1$, so würden die Blutkörper offenbar ebenso viel $ꞒƟ_2$ als das Serum enthalten. Dies war zwar niemals der Fall, doch näherte sich jener Quotient mehrmals so sehr der Einheit (er schwankte in 4 Versuchen zwischen 0,83 und 0,95), dass auf einen immerhin erheblichen $ꞒƟ_2$-Gehalt der Blutkörper geschlossen werden musste. Nach Setschenow beruht die Kohlensäureabsorption durch das Hämoglobin auf einer schwachen chemischen Bindung.

Die Abhängigkeit der Sauerstoffbindung von Druck und Temperatur suchte Worm Müller festzustellen, indem er Ɵ-armes Blut

mit einer zur Sättigung unzureichenden Luftmenge in einem abgeschlossenen Raume schüttelte und dann zuwartete, bis für den vorhandenen Partiardruck des Sauerstoffs, welcher an einem mit dem Raum communicirenden Manometer bestimmt werden konnte, und für die gegebene Temperatur Gleichgewicht eingetreten war, in einer andern Versuchsreihe wurde statt dessen mit Θ gesättigtes Blut in einen mit N-Gas gefüllten Raum gebracht, wieder geschüttelt und der Partiardruck des Θ nach eingetretenem Gleichgewicht bestimmt*). Im letzteren Fall waren die beobachteten Werthe des Sauerstoffdrucks, bei denen kein Θ mehr aus dem Blute abgegeben wurde, niedriger als im ersten Fall, wo der Dissociationswerth für die Aufnahme des Θ bestimmt worden war. M. schliesst hieraus, dass das Blutserum der Bewegung des Θ aus den Blutkörpern in die umgebende Atmosphäre oder umgekehrt Widerstände entgegensetzt. In der That ergaben ihm reine Hämoglobinlösungen, bei denen diese Widerstände voraussichtlich wegfielen, Werthe, die zwischen den im Blut bei gleichem Hämoglobingehalt gefundenen annähernd in der Mitte lagen.

Zur Untersuchung der Blutgase bedient man sich der von Ludwig eingeführten Quecksilberluftpumpe. Sie besteht im Wesentlichen aus einem Glasgefäss R, dessen untere und obere verjüngte Oeffnung mit Kautschukröhren verbunden sind. Das untere sehr lange Kautschukrohr F mündet in ein Quecksilbergefäss A, das obere sehr kurze ist durch eine Klemme verschliessbar und mit einer Glasröhre verbunden, die in eine Quecksilberwanne mit dem zur Analyse der Gase bestimmten Eudiometer E mündet. Nahe dem unteren Ende befindet sich ausserdem seitlich eine ebenfalls mit kurzem verschliessbarem Kautschukrohr versehene Oeffnung C; mit dem letzteren Kautschukrohr ist das Blutreservoir B, dessen Gase analysirt werden sollen, verbunden. Vor Beginn des Versuchs wird der ganze Apparat mit Quecksilber gefüllt, das Blut in dem Gefäss B ist unmittelbar aus der Ader des lebenden Thieres unter Quecksilber aufgefangen. Hierauf wird das Gefäss A gesenkt, so dass das Quecksilber aus R abfliessen kann; steht das Niveau desselben unter der Oeffnung C, so wird die Klemme bei C geöffnet und das Blut in B auf

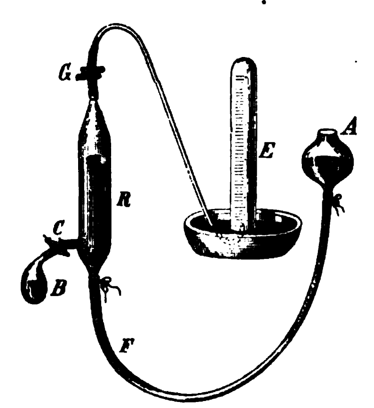


Fig. 45. Blutgaspumpe.

*) Da die Theilchen verschiedener Gase keinen Druck auf einander ausüben (S. 94), so ist der Partiardruck, welcher dem in einem Volum V atmosphärischer Luft enthaltenen Θ entspricht, gleich dem Druck, welchen das in dem Volum V enthaltene Θ-Gas allein ausüben würde. Beim Schütteln mit Luft wird, da das Blut schon die seinem Absorptionscoëfficienten für N entsprechende Menge Stickgas enthält, nur Θ absorbirt; es entspricht also die am Manometer abgelesene Veränderung des Gesammtdrucks unmittelbar der Veränderung des Partiardrucks vom Θ. Beim Schütteln mit N-Gas ist natürlich der Partiardruck des Θ im Anfang des Versuchs gleich null.

40—50° C. erwärmt. Hat das Blut längere Zeit gekocht, so wird wieder C geschlossen, und A in die Höhe gehoben. Ist so durch das Steigen des Quecksilbers in R das Blut ungefähr auf den normalen Barometerdruck gekommen, so öffnet man die Klemme G und treibt durch weiteres Anfüllen von R sämmtliches Gas in das Eudiometer. Ist hierauf G geschlossen, so wird R nochmals vom Quecksilber entleert, das Blut nochmals gekocht, u. s. f. Auf diese Weise wird dieselbe Blutportion so oft nach einander im luftleeren Raum gekocht, bis kein Gas mehr erhalten wird. Verschiedene Verbesserungen sind noch von Pflüger und Geissler sowie neuerdings von Ludwig an dem Apparat angebracht worden *).

3) Blutmenge. Die gesammte Blutmenge im Körper des erwachsenen Menschen wird auf $^1/_{13}$ — $^1/_{14}$ seines Körpergewichts geschätzt (Welcker, Bischoff), beim Neugeborenen scheint sie erheblich kleiner zu sein (etwa = $^1/_{19}$) und ebenso im höheren Alter wieder abzunehmen. Bei verschiedenen Thieren variirt sie sehr bedeutend.

Die älteren Methoden zur Bestimmung der Blutmenge, Messung des bei Hingerichteten von selbst ausfliessenden Blutes (Ed. Weber und Lehmann) oder Injection einer abgemessenen Quantität Wasser in die Blutgefässe eines Thieres und Berechnung der Blutmenge aus der Abnahme des Procentgehalts an festen Bestandtheilen (Valentin), sind mit zu grossen Fehlerquellen behaftet, als dass sich auch nur annähernde Resultate damit gewinnen liessen. Welcker benützte zuerst die Farbenschätzung, indem er ein bestimmtes Volum v des Blutes, dessen Gesammtmenge bestimmt werden sollte, stark mit Wasser bis zu einem Volum w verdünnte und hierauf durch Ausspritzen der Gefässe und Auspressen der zerhackten Gewebe eine Lösung des gesammten Körperblutes darstellte, zu der Wasser gesetzt wurde, bis sie ein Volum W erreichte, bei welchem ihre Farbe der ersten Blutprobe gleich kam. Es war dann das Gesammtvolum V des Blutes $= \frac{v\,W}{w}$. Um die aus der verschiedenen Färbekraft des arteriellen und venösen Blutes entspringenden Fehler zu eliminiren, mischte Heidenhain in der Probeportion diese beiden Blutsorten. Gscheidlen sättigte zum gleichen Zweck die ganze Flüssigkeitsmenge mit ЄΘ. Malassez bediente sich, statt der Farbenschätzung, der Zählung der Blutkörperchen. Steinberg benützte die Preyer'sche Methode der Hämoglobinbestimmung (S. 282). Einen ganz andern Weg hat endlich Brozeit eingeschlagen, indem er aus den Waschflüssigkeiten das Hämatin darstellte und die dem Hämatingehalt entsprechende Blutmenge berechnete. Die bei verschiedenen Thieren von Welcker und Heidenhain vorgenommenen Bestimmungen ergaben: bei

*) Magnus, Poggendorff's Annalen Bd. 44 u. 66. L. Meyer, Zeitschr. für rat. Med., n. F. Bd. 8. Setschenow, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 36, Zeitschr. für rat. Med., 3. R. Bd. 10 und 23, Pflüger's Archiv Bd. 8. Schöffer, Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Bd. 41. Preyer, ebend. Sczelkow, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1864. Pflüger, die Kohlensäure des Blutes 1864 u. Archiv f. Physiologie Bd. 1. Schmidt, Sitzungsber. der sächs. Ges. d. W., 1867. Worm Müller, ebend. 1870.

Mäusen $^1/_{12}$—$^1/_{13}$, Hunden $^1/_{13}$, Katzen $^1/_{15}$, Kaninchen $^1/_{18}$, Vögeln $^1/_{11}$—$^1/_{12}$, Fröschen $^1/_{17}$, Knochenfischen $^1/_{63}$ des Körpergewichts. Bei gemästeten Thieren fand Panum eine relativ geringere, bei verhungerten eine relativ grössere Blutmenge, so dass beim Hunger die absolute Blutmenge sich weniger verändert als das absolute Gewicht der Gewebe *).

Verblutung. Sobald durch Blutentziehung die Blutmenge eines Organismus bedeutend sinkt, so erfolgt der Tod unter allgemeinen Convulsionen; letztere sind wahrscheinlich durch die Anhäufung zersetzter Gewebsstoffe in den Centralorganen des Nervensystems bedingt, deren Fortführung in Folge der aufgehobenen Circulation nicht mehr möglich ist (vgl. Physiol. der Centralorgane). Durch Transfusion des einem andern Thier entnommenen Blutes kann aber ein solcher schon dem Verblutungstode nahe gekommener Organismus noch gerettet werden. Hierbei wirkt zuvor aufgefangenes und defibrinirtes Blut ebenso wie solches, das unmittelbar von Ader zu Ader transfundirt wird, wahrscheinlich weil durch die vorausgegangene Verblutung aus den Resorptionsgefässen ein fibrinogenreiches Plasma in dem Kreislauf sich ansammelt, während das defibrinirte Blut Globulin im Ueberschusse enthält, so dass gerade die Transfusion des letztern wieder ein ungefähr normales Plasma herstellt. So erklärt sich, dass Thiere, die zuvor kein Blut verloren, geringere Mengen transfundirten faserstofffreien Blutes ertragen als solche, denen zuvor eine starke Venäsection gemacht wurde (Panum). Das transfundirte Blut muss übrigens entweder einem Thier der nämlichen Species entnommen sein, oder es darf wenigstens in seiner Zusammensetzung nicht erheblich abweichen; andernfalls bewirkt die Transfusion des fremden Blutes, wenn sie mit grösseren Mengen vorgenommen wird, selbst wo keine Verblutung voranging und wo sie unmittelbar von Ader zu Ader geschieht, den Tod unter allgemeinen Krämpfen, während meistens ein blutig gefärbter Harn entleert wird. Dies geschieht z. B., wenn man Säugethieren Vogelblut oder auch das Blut gewisser anderer Säugethierarten injicirt. Im letzteren Fall richtet sich übrigens das Maass der Schädlichkeit nicht nach der Verwandtschaft oder Aehnlichkeit der Thiere: so ertragen z. B. Kaninchen Hundeblut, nicht aber Hammelblut (Mittler). Nach den Versuchen von J. Worm Müller können Kaninchen und Hunde eine Vermehrung der Blutmenge bis zu 80 proc. ohne bleibenden Nachtheil ertragen. Die Bestandtheile des Plasmas oder Serums werden hierbei sehr schnell nach der Transfusion wieder ausgeschieden, während die überschüssig zugeführten Blutkörperchen erst nach mehreren Tagen unter starker Vermehrung der Harnstoffausscheidung sich zu zersetzen beginnen. Bei Einspritzung von Lammblut hatte eine Vermehrung der Blutmenge um nur 20 proc. schon den Tod zur Folge. Das eintretende Bluthamen sowie der Umstand, dass das Blutserum des fremden Organismus die nämliche deletäre Wirkung äussert, machen es wahrscheinlich, dass die Ursache dieser Erscheinung in der ver-

---

*) Lehmann, physiol. Chem. Bd. 2. Welcker, Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 4. Bischoff, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 7 und 9. Heidenhain, de sanguinis quantitate, Halle 1858. Gscheidlen, Untersuchungen des Würzburger Laboratoriums, 3. Brozeit, Pflüger's Archiv Bd. 3. Gscheidlen, Steinberg, ebend. Bd. 7. Malassez, arch. de physiol. 1874 et 1875. Panum, Virchow's Archiv Bd. 29.

schiedenen Zusammensetzung des Serums, insbesondere darin liegt, dass durch ein verdünnteres Serum grosse Mengen von Blutkörpern gelöst werden *).

§. 66. Chemische Vorgänge im Blute.

Das lebende Blut ist der Heerd fortwährender chemischer Processe. Theilweise dauern die letzteren auch noch in dem aus der Ader entleerten Blute fort, indem sie sich hier mit Vorgängen vermischen, welche vom Absterben des Blutes herrühren. Auch diese Phänomene des Absterbens werfen übrigens in mancher Beziehung Licht auf den Chemismus des lebenden Blutes; ebenso suchen wir auf den letzteren aus dem Verhalten des Blutes gegen verschiedene äussere Einwirkungen, namentlich gegen Gase, Schlüsse zu ziehen. Es sind daher hauptsächlich drei Vorgänge, die hier in Betracht kommen: 1) die Säurebildung im gelassenen Blut, 2) der Gaswechsel und die Oxydationsprocesse desselben und 3) die Blutgerinnung.

1) Säurebildung. Die alkalische Reaction des lebenden Blutes nimmt sogleich nachdem es aus der Ader entleert ist ab und geht allmälig in eine saure über. An dieser Säurebildung sind jedenfalls vorzugsweise die Blutkörper betheiligt, da das Serum längere Zeit die alkalische Reaction beibehält als das Gesammtblut. Höhere Temperatur, ebenso Alkalizusatz zum Blute befördern die Säurebildung (Zuntz). Das Oxyhämoglobin verhält sich schon im frischen Zustande wie eine schwache Säure, stärker sauer werden seine Lösungen in Folge seiner Zersetzung, wahrscheinlich durch die hierbei gebildeten Fettsäuren (s. S. 275). Da diese Zersetzung des Hämoglobins fortwährend auch im lebenden Blute stattfindet, so ist die Säurebildung ohne Zweifel zugleich als eine physiologische Erscheinung zu betrachten.

Zur Untersuchung der Reaction des Blutes befeuchtet man nach Zuntz empfindliches Lakmuspapier mit einem Tropfen Kochsalzlösung. Letztere hindert die Imprägnirung des Papiers mit Blutroth. Z. fand auf diese Weise, dass der frische Cruor stärker alkalisch reagirt als das Serum, woraus zu schliessen ist, dass jedenfalls auch der Blutkörperinhalt eine alkalische Reaction besitzt. Hierbei kommt jedoch in Betracht, dass Z. vermittelst seiner Methode nur die Reaction des Blutkörperinhalts mit Ausschluss des Hämoglobins feststellen konnte. An letzterem konnte derselbe Beobachter im frischen Zustand, im Widerspruch mit der Angabe Preyer's, keine saure Reaction bemerken. Doch ist zweifellos, dass das Oxyhämoglobin nach seinem chemischen Verhalten durchaus die Rolle einer schwachen Säure spielt. Als A. Schmidt den constanten Strom durch eine Hämoglobinlösung leitete, sah er letzteres, gleich einer Säure, am positiven Pole unzersetzt in Krystallen sich ausscheiden **)

---

*) Panum, Virchow's Archiv Bd. 27 u. 63. Mittler, Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 58. Landois, die Transfusion des Blutes, 1875. J. W. Müller, Transfusion und Plethora, 1875.

**) Zuntz, Beiträge zur Physiologie des Blutes, Bonn 1868. Preyer, die Blutkrystalle. Schmidt, hämatologische Studien.

2) *Gaswechsel und Oxydationsprocesse.* In dem aus der Ader entleerten Blute finden fortwährende Oxydationsprocesse auf Kosten des Hämoglobinsauerstoffs statt. Arterielles Blut, welches sogleich nach seiner Entfernung aus dem Gefäss im Vacuum entgast wird, gibt daher mehr Θ ab als solches, dem erst nach einiger Zeit die Gase entzogen werden (Pflüger). Eine Temperatur von 38—40° C. begünstigt diese festere Bindung des Θ. Mit ungleich grösserer Energie erfolgt aber eine solche Bindung des Θ in demjenigen Blute, welches mit den Geweben in Berührung tritt. In dem Blute erstickter Thiere findet sich sogleich nach seiner Entleerung gar kein auspumpbarer Θ mehr. Fügt man zu solchem Erstickungsblut freies Θ-Gas, so wird solches schon in wenigen Minuten fest chemisch gebunden. Das nämliche Verhalten zeigt solches Blut, mit welchem längere Zeit ein künstlicher Blutstrom durch einzelne Organe unterhalten wurde. In allen diesen Fällen erscheint an der Stelle des gebundenen Θ ein Mehrgehalt von $C\Theta_2$ in den Blutgasen (A. Schmidt). Es ergibt sich hieraus, dass im Blute ebenso wie in den Geweben Oxydationen erfolgen, durch welche theils nur langsam und in erhöhter Temperatur (im gewöhnlichen Aderlassblut), theils sehr schnell und energisch (in den Geweben und im Erstickungsblut) der Θ gebunden wird.

Mit der Veränderung der Θ- und $C\Theta_2$-Menge durch die Oxydationsprocesse im Blute verändert sich zugleich die Vertheilung dieser Gase auf Blutkörper und Plasma. Die bei längerem Stehen des Blutes auf Kosten des Θ sich entwickelnde $C\Theta_2$ bleibt zunächst in den Blutkörpern: durch sie kann der Gehalt derselben an $C\Theta_2$ so erhöht werden, dass er demjenigen des Serums nahezu gleichkommt. Wird dagegen defibrinirtem Blute von aussen Kohlensäure zugeführt, so wird diese vorzugsweise vom Serum absorbirt (A. Schmidt).

Die Bindung der Gase durch das Blut folgt, weil sie eine chemische Bindung ist, nicht dem Dalton'schen Absorptionsgesetze, nach welchem die Menge der absorbirten Gase annähernd proportional dem Druck zunimmt. Trotzdem ist der Gaswechsel des Blutes nicht unabhängig vom Druck, da der Θ sowie ein grosser Theil der $C\Theta_2$ in lockeren Verbindungen enthalten sind, aus welchen sie bei einer bestimmten Druck- und Temperaturgrenze durch Dissociation frei werden (S. 285). Neben der Dissociation sind aber auf den Wechsel beider Gase chemische Vorgänge von wesentlichem Einflusse. Solche Vorgänge sind muthmasslich die Säurebildung, durch welche die Austreibung der $C\Theta_2$ befördert wird, und die in Begleitung der Oxydationsprocesse wahrscheinlich stattfindende Bildung reducirender Substanzen, welche dem Oxyhämoglobin seinen Θ entziehen. Auf eine solche Bildung reducirender Substanzen, welche aus den mit der Oxydation verbundenen Spaltungen hervorgehen, schliesst man namentlich aus der Energie, mit der durch das Erstickungsblut grosse Mengen von Θ gebunden werden. Da die Säurebildung vorzugsweise in den Blutkörpern stattfindet, reducirende Substanzen aber hauptsächlich im Plasma sich anhäufen,

indem die schnell reducirenden aus den Geweben in das Blut gelangen, so verändern hierdurch die beiden Hauptbestandtheile des Blutes fortwährend wechselseitig ihren Gasgehalt: durch die Blutkörper wird die CO_2 des Plasmas ausgetrieben, und durch das Plasma wird der O der Blutkörper verbraucht.

A. Schmidt hat gefunden, dass bei der Durchleitung von CO_2 durch defibrinirtes Blut zuweilen der CO_2-Gehalt der Blutkörper nicht zu-, sondern abnimmt. Während das Serum von aussen CO_2 absorbirt, scheint es also auch den Blutkörpern solche zu entziehen. Vielleicht hängt diese Erscheinung mit der Thatsache zusammen, dass längeres Durchleiten von CO_2, H, N das Oxyhämoglobin reducirt, obgleich doch diese Gase von dem Hämoglobin nicht chemisch gebunden werden und also ihre Wirkung nur so gedeutet werden kann, dass ein durch Blut oder Oxyhämoglobin geleiteter Gasstrom die Dissociation des O begünstigt. In Schmidt's Versuchen könnte demnach durch den CO_2-Strom die Dissociation der in den Blutscheiben enthaltenen CO_2 befördert worden sein. Donders hat bemerkt, dass auch das Kohlenoxyd durch O, CO_2 und H ausgetrieben werden kann. Die grössere Haltbarkeit des CO-Hämoglobins dürfte also nicht sowohl, wie man annimmt, auf der grösseren Festigkeit dieser Verbindung beruhen, als auf der Unfähigkeit des CO Oxydationen einzuleiten*). Ueber die Veränderungen des Blutes bei seiner Berührung mit den Geweben vergl. §. 74.

3) Die Blutgerinnung. Die Gerinnung des Blutes besteht in der vollständigen Ausscheidung des im Plasma des gelassenen Blutes enthaltenen Fibrinogen, in der theilweisen Ausscheidung des durch Diffusion aus den Lymphkörpern des Blutes in das Plasma gelangten Paraglobulin (der fibrinoplastischen Substanz). Diese Ausscheidung erfolgt durch die Wirkung eines in den Lymphkörpern enthaltenen, aber erst nach dem Tode sich bildenden Fermentes, welches mit dem Paraglobulin in das Plasma übertritt (A. Schmidt). Verzögernd auf die Gerinnung wirkt die lebende Gefässwand (Brücke). Die physikalischen Bedingungen, unter welchen ausserdem das circulirende Blut sich befindet, Bewegung, Friction und erhöhte Temperatur, begünstigen im Aderlassblut die Gerinnung. Die Gefässwand verliert ihren Einfluss einige Zeit nach dem Tode, in den Gefässen der Leiche trifft man daher das Blut geronnen an. Bringt man einen fremden Körper in ein lebendes Blutgefäss, so beschlägt sich derselbe an seiner Oberfläche mit einer Fibrinschichte. Aehnlich der Innenwand der Blutgefässe wirkt die Innenwand der Lymphgefässe und der serösen Häute; auch die Berührung mit einer schon ausgeschiedenen Fibrinschichte verzögert die Gerinnung in einer fibrinogenhaltigen Flüssigkeit (Lister). Worauf diese Wirkung der Gefässwand und der ihr verwandten Membranen beruht, ist noch unbekannt.

---

*) Pflüger, Schmidt, Müller a. a. O. Donders, Pflüger's Arch. Bd. 5.

Die Thatsache, dass in dem in den lebenden Gefässen enthaltenen Blute die Gefässwand die Gerinnung verhindert, die schon von Astley Cooper vermuthet worden war, hat Brücke durch eine Reihe von Versuchen bewiesen. Er setzte Blut bei einer Temperatur von nahezu 0° (um die Gerinnung zu verzögern) 15 Minuten lang der atmosphärischen Luft aus, füllte es dann in das Herz oder Gefäss eines eben getödteten Thieres zurück und hing dieses in einem mit Wasserdampf gesättigten Raum auf. Das Blut bleibt auf diese Weise bei warmblütigen Thieren mehrere Stunden, bei Kaltblütern mehrere Tage lang flüssig. Wird während dieser Zeit ein Tropfen Blut aus dem Gefäss entfernt, so gerinnt er sogleich. Wird Quecksilber, Luft oder ein anderer fremder Körper in das Gefäss gebracht, so gerinnt das Blut nur in der Umgebung dieses Körpers. Auch das Aderlassblut gerinnt immer von der Wand des Aderlassbeckens aus. Dass nur die innere Gefässhaut jene gerinnungshemmende Wirkung ausübt, beweist der Umstand, dass im lebenden Körper das Blut in unterbundenen Gefässen von der Ligaturstelle an, wo die innere Gefässhaut zerrissen ist, gerinnt.

Die Behauptung Richardson's, dass die Entweichung von NH_3 im gelassenen Blute die Ausscheidung des Fibrin bewirke, ist schon an und für sich, wegen des jedenfalls sehr geringen, wenn überhaupt vorhandenen NH_3-Gehaltes des frischen Blutes (vgl. S. 282) wenig wahrscheinlich; sie wird überdies durch Alex. Schmidt's Beobachtungen direct widerlegt, nach denen in Transsudaten nach Zusatz sehr geringer Säuremengen keine Fibringerinnung eintritt. Ebenso erfolgt im Plasma des gelassenen Blutes zunächst keine Säurebildung sondern eine Zunahme der Alkalescenz, welche, wie Zunts fand, von der Verdunstung der CO_2 herrührt, bei welcher Alkali frei wird. Erst nachher tritt die oben (S. 290) erwähnte Säurebildung ein, von der sich aber nicht nachweisen lässt, dass sie unmittelbar an der Gerinnung betheiligt ist.

Gegen die früher gangbare Ansicht, nach der das Fibrin die geronnene Modification eines im Plasma gelösten Eiweisskörpers sei, sind schon früher Zweifel erhoben worden. Virchow hatte bereits von dem Fibrin den im Plasma präformirten Körper als fibrinogene Substanz unterschieden und darauf hingewiesen, dass letztere offenbar keineswegs von constanter Beschaffenheit sei, da nicht nur verschiedene fibrinhaltige Flüssigkeiten in sehr verschiedener Zeit gerinnen, sondern da auch aus einer und derselben Flüssigkeit successiv mehrere Fibringerinnungen sich ausscheiden können. Daran schloss sich dann A. Schmidt's Entdeckung der zwei sog. Fibringeneratoren. Die Betheiligung beider an der Faserstoffgerinnung erschloss Schmidt aus folgenden Thatsachen: 1) Zusatz defibrinirten Blutes zum Plasma beschleunigt die Ausscheidung des Faserstoffs, ja sie erzeugt in serösen Transsudaten, aus denen sonst gar kein Faserstoff sich ausscheidet, Gerinnung; in geringerem Grad hat der Zusatz blutkörperfreien Serums dieselbe Wirkung. 2) Löst man die durch CO_2 gefällten Fibringeneratoren beide in O-haltigem Wasser, so bewirkt Zusatz der gelösten fibrinoplastischen Substanz zur Fibrinogenlösung eine Fibrinfällung; ebenso entsteht eine solche, wenn man die erstere Lösung in noch ungeronnenes Plasma oder in ein fibrinogenhaltiges Transsudat giesst, wogegen im Blutserum ein Zusatz von Fibrinogen eine nochmalige Faserstofffällung hervorbringt. Hieraus schloss er, dass 1) die fibrinoplastische Substanz vorzugsweise in den Blutkörpern, in geringerer Menge im Plasma vorkommt, 2) Fibrinogen nur im Plasma sich findet, nach der Faserstoffgerinnung aber vollständig ausgeschieden ist, während

ein Ueberschuss fibrinoplastischer Substanz im Serum gelöst bleibt. Von dem Fibrinogen vermuthete Schmidt, dass es von der lebenden Gefässwand erzeugt und wieder verbraucht werde, woraus der von Brücke nachgewiesene Einfluss der Gefässwand erklärt werden könne. Schmidt hat sich dabei auf einen schon von Bernard ausgeführten Versuch berufen, nach welchem, wenn man in ein blutleeres, aber noch pulsirendes Schildkrötenherz defibrinirtes Blut bringt, in diesem, falls es nach kurzer Zeit aus dem Herzen entleert wird, eine rasche Fibringerinnung entsteht, während, sobald das Blut längere Zeit im Herzen verweilt, die Gerinnung langsam und spärlicher eintritt.

Eine wesentliche Umgestaltung gewann die Theorie Schmidt's durch den von ihm in neuester Zeit geführten Nachweis, dass 1) wahrscheinlich gar kein Paraglobulin ursprünglich in dem Plasma enthalten sei, sondern nur in den farblosen Blutkörpern, und dass 2) die Ausscheidung des Fibrin durch die Wirkung eines mit dem Paraglobulin aus den farblosen Blutkörpern in das Plasma übertretenden Fermentes erfolge, welches durch die postmortale Zersetzung des Protoplasmainhaltes derselben zu entstehen scheint. Dieses Ferment stellte Schmidt dar, indem er Blutserum mit starkem Alkohol coagulirte und das Coagulum längere Zeit unter Alkohol stehen liess. Es werden dadurch die Eiweisskörper vollständig unlöslich, während das Fibrinferment durch Wasser aus dem Coagulum ausgezogen werden kann. Mit der so dargestellten Fermentlösung lässt sich jede Flüssigkeit, welche Fibrinogen und Paraglobulin enthält, zur Gerinnung bringen. Die Gerinnung entsteht aber in alkalischer Lösung nur dann, wenn eine geringe Menge von Neutralsalzen in der Flüssigkeit enthalten ist. Durch Kälte sowie durch grössere Mengen von Neutralsalzen (unter welchen die schwefelsaure Magnesia die wirksamste ist) wird sowohl die Bildung des Fermentes wie der Eintritt der Fermentation verzögert.

Da in Flüssigkeiten, welche beide Fibringeneratoren enthalten, wie z. B. im Blutplasma, nach der vollständigen Ausfällung des Fibrinogen immer noch Paraglobulin gelöst bleibt, so liegt die Vermuthung nahe, dass vielleicht überhaupt nur das Fibrinogen die durch das Ferment fest werdende Substanz sei, und dass nur ein Theil des Paraglobulin mechanisch mit niedergerissen werde. In der That hat in neuester Zeit Hammarsten diese Ansicht aufgestellt. Er behauptet, dass man durch eine rein dargestellte Fermentlösung in einer rein dargestellten Fibrinogenlösung einen Fibrinniederschlag erhalte. Dem entgegen hält Alex. Schmidt daran fest, dass in solchen Transsuduten, die, weil sie keine körperlichen Elemente enthalten, vollkommen paraglobulinfrei sind (wie z. B. in vielen Fällen die Hydrocele- und Pericordialflüssigkeit), durch das Ferment allein kein Niederschlag hervorgebracht werden könne, und dass bis zu einer gewissen Grenze mit dem Zusatz von Paraglobulin das Gewicht des Niederschlags zunehme *).

---

*) Brücke, Archiv für pathol. Anatomie, Bd. 12. Richardson, journ. of physiol., I. Lister, proceedings roy. soc. 1863. Virchow, gesammelte Abhandlungen (über den Faserstoff). A. Schmidt, Archiv für Anat. u. Physiol. 1861 u. 62, Pflüger's Archiv Bd. 6—13, die Lehre von den fermentativen Gerinnungserscheinungen, Dorpat 1876. Hammarsten, Pflüger's Archiv Bd. 14.

2. Die Blutbewegung.

§. 67. Allgemeine Uebersicht des Blutkreislaufs.

Das Blut ist im lebenden Körper in einer fortwährenden regelmässigen Bewegung innerhalb eines allseitig geschlossenen Canalsystems begriffen. Den Mittelpunkt dieses Canalsystems bildet ein muskulöses, contractiles Organ, das Herz. Aus dem Herzen entspringen Gefässe, in denen sich theils das Blut nach den Körperorganen hinbewegt, Arterien, theils sich aus den Körperorganen nach dem Herzen zurückbewegt, Venen. Innerhalb der Körperorgane sind die Arterien und Venen durch das System der Haargefässe oder Capillaren verbunden.

Unter den Organen, welchen das Blut zugeführt wird, sind die Lungen durch ihre Beziehung zum Gaswechsel des Blutes von so überwiegender Bedeutung, dass durch sie der ganze Kreislauf in zwei Abtheilungen geschieden wird, die im Herzen ihren Vereinigungspunkt baben: der Lungenkreislauf oder kleine Kreislauf führt das Blut aus dem rechten Herzen in die Lungen und aus den Lungen in das linke Herz zurück; der Körperkreislauf oder grosse Kreislauf führt das Blut aus dem linken Herzen nach dem ganzen übrigen Körper und aus diesem in das rechte Herz zurück. Das Herz ist somit eine doppelte Pumpe. Die beiden Vorhöfe nehmen das Venenblut auf, der rechte das Blut der Körpervenen, der linke das Blut der Lungenvenen, und die beiden Kammern treiben das Arterienblut in die Organe, die rechte durch die Lungenarterie in die Lungen, die linke durch die Aorta in die übrgen Körpertheile. Das Körpervenenblut wird, indem es aus dem rechten Vorhof in die rechte Kammer einströmt, zu Lungenarterienblut, und das Lungenvenenblut wird, indem es aus dem linken Vorhof in die linke Kammer einströmt, zu Körperarterienblut.

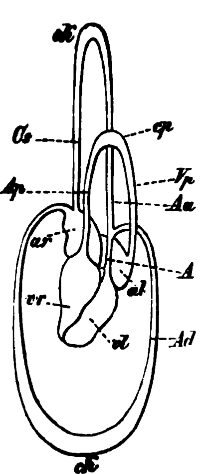


Fig. 46. Schema des Blutkreislaufs.

Wenn wir von dem linken Herzen ausgehen, so gestaltet sich demnach der ganze Kreislauf folgendermassen. Aus der linken Kammer (vl) wird das Blut in die grosse Körperschlagader oder Aorta (A) getrieben, diese versorgt als Aorta adscendens (Aa) die nach oben gelegenen, als Aorta descendens (Ad) die nach unten gelegenen Körpertheile. Nachdem das Blut das Capillarsystem des Körperkreislaufs (ck, ck) durchlaufen hat, sammelt es sich dann in die beiden Hohlvenen, vena cava superior und vena cava inferior (Cs, Ci), und gelangt durch diese in den rechten Vorhof (ar). Aus dem rechten Vorhof tritt es in die rechte Kammer (vr). Bei der Contraction der letzteren wird es in die Lungenarterie (Ap) getrie-

ben, durchläuft den Capillarkreislauf der Lungen (cp) und geht dann in die vier Lungenvenen (Vp) über, die in den linken Vorhof (al) einmünden. Nachdem das Blut aus dem letztern wieder in den linken Ventrikel eingetreten ist, hat es einen einmaligen Kreislauf vollendet. Die Bahn des Blutes ist an den verschiedenen Stellen dieses Kreislaufs von ungleichem Durchmesser: sie ist am engsten in den Gefässen, die unmittelbar aus dem Herzen entspringen oder in dasselbe einmünden, sie erweitert sich allmälig gegen die Capillargefässe hin, und die beiden Capillarsysteme sind diejenigen Stellen der Blutbahn, welche weitaus den grössten Querschnitt besitzen.

§. 68. Bau und physikalische Eigenschaften der Kreislaufsorgane.

1) Bau und Lage des Herzens. Das Herz ist ein Hohlmuskel, der auf seiner äussern Seite von einem serösen Sacke, dem Pericardium, umhüllt, und auf seiner Innenwand von einer elastischen Membran, dem Endocardium, ausgekleidet ist. Es ist etwas schräg in der linken Brusthöhle gelagert, indem die Herzspitze mehr nach links und vorn gerichtet ist als die Herzbasis. Zu beiden Seiten wird das Herz vollständig, hinten und vorn theilweise von den Lungen umfasst. Die Herzbasis liegt in gleicher Höhe mit den Körpern des 6. bis 9. Rückenwirbels, die Herzspitze entspricht in ihrer Lage dem 6. Rippenknorpel der linken Seite. Das ganze Herz zerfällt durch eine muskulöse Scheidewand in die rechte und linke Herzhälfte, wovon die erstere als das venöse oder Lungenherz, die letztere als das arterielle oder Körperherz bezeichnet wird. Jede Herzhälfte zerfällt ausserdem durch in Klappen auslaufende Sehnenringe, welche von dem verdickten Endocardium gebildet werden, in zwei über einander gelegene Abtheilungen, den Vorhof und die Herzkammer. Ebenso bilden Vorsprünge des Endocardiums die häutigen Ventile, welche am Eintritt in die grossen Arterien liegen.

Das Muskelgewebe des Herzens besteht aus quergestreiften, ungewöhnlich dünnen Primitivbündeln, die zuweilen verzweigt sind und mit einander anastomosiren. Die meisten Muskelbündel haben ihren sehnigen Ursprung an den Faserringen zwischen Kammern und Vorhöfen. Von diesen Faserringen aus steigen zunächst longitudinal verlaufende Bündel nach oben, welche die innerste Muskellage der Vorhöfe bilden, und von denen im rechten Vorhof einzelne stärker vorspringen (musculi pectinati). Die Längsmuskeln sind von einer dickeren circulären Muskelschichte überdeckt, deren innere Lage gleich der Längsmuskelschichte jedem Vorhof eigenthümlich ist, während die äussere Lage beide Vorhöfe zusammen umschliesst. Die linke Herzkammer besitzt ähnlich den Vorhöfen eine innerste Längsschichte, die grösstentheils ebenfalls vom Faserring, zu einem kleinen Theil auch von der Aortamündung entspringt. Die Fasern verlaufen aber hier schiefer und bilden desshalb, indem sich ihre Schlingen an der Herzspitze kreu-

zen, den sogenannten Herzwirbel. Von dem fibrösen Faserring der rechten Kammer nehmen ähnlich longitudinal verlaufende Fasern ihren Ursprung, sie gehen aber an der Herzspitze in die Wand der linken Kammer über und setzen, nachdem sie in dieser nach oben gelaufen sind, an dem linken Faserring sich an. Ueber den longitudinalen Muskelfasern der rechten und linken Kammer liegen andere, die mehr einen circulären Verlauf haben. Vom fibrösen Ring der linken Kammer entspringt eine doppelte Reihe solcher Fasern. Die eine umkreist die linke Kammerwand in Touren einer 8, die andere läuft in Form von Schleifen über die rechte Kammerwand, um wieder am linken Faserring zu enden. Aehnliche Schleifen, doch in viel geringerer Zahl, nehmen auch vom Faserring der rechten Kammer ihren Ursprung und laufen, nachdem sie die linke Kammer umkreist haben, wieder zu demselben zurück. Hiernach entspringen sämmtliche Muskelfasern der Kammer an den fibrösen Ringen, und bei weitem die meisten endigen auch wieder an denselben. Nur einzelne Faserbündel, die in der Höhle der Kammer stark hervortreten, die sogenannten Papillarmuskeln, gehen in Sehnen über, welche sich an die zwischen Vorhof und Kammer befindlichen Klappen inseriren.

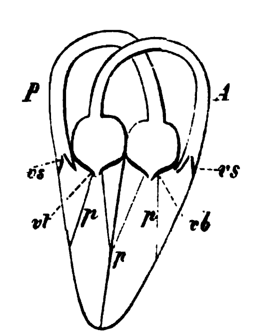


Fig. 47. Schema der Herzventile.

Die Klappen des Herzens sind durch Fasergewebe verstärkte Duplicaturen des Endocardiums. An der Einmündung der Vorhöfe in die Kammern liegen die zipfeligen Klappen, links die zweizipfelige (valvula bicuspidalis s. mitralis), rechts die dreizipfelige Klappe (v. tricuspidalis). An der Einmündung der Kammern in die grossen Arterien liegen die halbmondförmigen Klappen (valvulae semilunares). Die ersteren (vb und vt Fig. 47) sind Segelventile, die sich in die Höhle der Kammer öffnen können, während sie gegen die Vorhöfe durch die sich anheftenden Sehnen der Papillarmuskeln (p) geschlossen bleiben. Die letzteren (vs) sind Taschenventile, die sich, wenn der Blutstrom aus den Herzkammern in die grossen Gefässe (A, P Aorta und Pulmonalarterie) geht, an die Innenwand der letzteren anlegen, während sie, wenn der Strom in umgekehrter Richtung geht, mit Blut gefüllt werden und dadurch den Zugang zu den Herzkammern verschliessen.

Die histologische Beschaffenheit des Pericardiums ist diejenige aller serösen Häute. Es besteht aus einem dickeren parietalen Blatt, das die Wände des vordern Mittelfellraums überzieht, und aus einem dünneren visceralen Blatt, das innig auf dem Herzmuskel aufsitzt. Das Endocardium ist eine Fortsetzung der innersten Haut der Gefässe. Es besteht aus elastischen Fasern und ist auf seiner Innenfläche von einem polygonalen Plattenepithelium bekleidet. Die Faserringe der Vorhofsöffnungen beider Kammern bestehen aus einem derben Sehnengewebe,

das sich in die zipfeligen Klappen, zwischen die Duplicaturen des Endocardiums fortsetzt; eben solches Sehnengewebe bildet die halbmondförmigen Klappen. Die valvula bicuspidalis wird durch zwei dreieckige Zipfel gebildet, deren einer von dem fibrösen Ring des ostium atrio-ventriculare, der andere von der Wandung der Aorta ausgeht. Ihnen entsprechen zwei Papillarmuskeln in der linken Herzkammer. Die tricuspidalis besteht aus drei kleineren Zipfeln, die sämmtlich vom fibrösen Ring entspringen. Dem entsprechend finden sich in der rechten Herzkammer drei dünnere Papillarmuskeln. Uebrigens kommen an beiden Klappen oft noch kleinere Nebenzipfel vor, für die dann besondere kleinere Papillarmuskeln vorhanden sind. Die Semilunarklappen entspringen aus den Faserringen der ostia arteriosa. Jede besteht aus drei an einander grenzenden Taschen, deren Höhlen nach oben hin geöffnet sind. Die freien Ränder dieser Taschen sind in ihrer Mitte etwas verdickt (links die Arantischen, rechts die Morgagni'schen Knötchen) *). Ueber die Nerven des Herzens vgl. §. 73.

2) Form und Rauminhalt der Herzhöhlen. Die Höhlen der Vorkammern entsprechen, abgesehen von den durch die kammförmigen Muskeln gebildeten Vorsprüngen, der äusseren Gestalt dieser Herzabtheilungen. Die rechte Vorhofshöhle ist von annähernd cubischer Form, die linke Vorhofshöhle mehr nach der Breite ausgedehnt. Die Höhlungen der beiden Herzkammern sind sehr verschieden geformt. Der Querdurchschnitt der linken Kammer ist eine Ellipse, deren grösserer Durchmesser von rechts nach links geht, der Querdurchschnitt der rechten Ventrikelhöhle bildet einen Halbmond, dessen Enden nach vorn und hinten gerichtet sind. Den Rauminhalt der beiden Ventrikel schätzt man auf 180 bis 200 Cub.-Cm. Doch scheint der Raum des rechten Ventrikels etwas grösser als derjenige des linken zu sein.

Das Gewicht des Herzens beträgt nach Gluge im Mittel bei gesunden Männern 288 Grm., den Längendurchmesser des ganzen Herzens fand Krause $5^{1}/_{2}$ Zoll, den grössten Breitedurchmesser (nahe unterhalb der Vorhöfe) 4 Zoll, den grössten Dickedurchmesser (an der nämlichen Stelle) $3^{1}/_{4}$ Zoll. Den Rauminhalt der Herzhöhlen bestimmten Krause und Valentin durch Einfüllung von Flüssigkeit. Weit grössere Zahlen erhielten Volkmann und Vierordt, welche die Ausflussmengen während einer Contraction berechneten und für einen Ventrikel allein gegen 200 Cub.-Cm. fanden **).

3) Bau und physikalische Eigenschaften der Gefässe. Die Gefässe bilden ein System vielfach verzweigter, allseitig geschlossener elastischer Röhren. Indem die grossen Arterien sich verzweigen, wird der Gesammtdurchmesser der aus jedem Stamm hervorgehenden Zweige grösser als der Durchmesser dieses Stamms selber. So erfährt das Lumen des ganzen Gefässsystems gegen die Capillaren hin eine fortschreitende Erweiterung, und die weiteste Stelle bildet das Capillarsystem. Beim Uebergang

*) Ludwig, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 7 und Lehrb. der Physiol., Bd. 2.

**) Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie, Bd. 1. Donders, Physiologie, Bd. 1.

in die Venen verengert sich wieder der Gesammtdurchmesser, doch ist der Querschnitt der in das Herz einmündenden grossen Venen noch immer grösser als der Querschnitt der aus demselben austretenden grossen Arterien. Dies gilt sowohl für das grosse wie für das kleine Kreislaufsystem, nur ist die Erweiterung des Strombettes, die das letztere in den Capillaren erfährt, weit unbeträchtlicher.

Von den Gewebselementen, welche die Gefässhäute zusammensetzen (vergl. S. 24), dem Bindegewebe, den Muskellagen und den elastischen Membranen, bilden nur die letztgenannten die Membran der Haargefässe. An den Arterien und Venen betheiligen sich alle drei, aber in verschiedenem Maasse. In der Haut der Arterien sind die Muskellagen am mächtigsten, in der Haut der Venen sind verhältnissmässig die elastischen Elemente und das Bindegewebe im Uebergewicht. Ueberhaupt aber ist die Haut der Venen dünner und schlaffer als diejenige der Arterien.

Durch ihre elastischen Membranen und ihre Muskellagen empfangen die Gefässhäute eine sehr vollkommene Elasticität. Die elastischen Membranen sind übrigens weniger dehnbar als die Muskellagen. Der Elasticitätscoëfficient der Arterien ist daher wegen des grösseren Reichthums derselben an Muskeln kleiner als derjenige der Venen, und der Elasticitätscoëfficient der Haargefässe ist wahrscheinlich am grössten. Trotzdem sind die Venen nachgiebiger, da sie dünnere Wandungen besitzen als die Arterien von entsprechender Grösse.

Den Elasticitätscoëfficienten der Arterie fand ich = 72,6, denjenigen der Vene = 94,9 Gr., den Elasticitätscoëfficienten einer elastischen Platte aus der Haut der Aorta allein = 161,0 Gr. An Arterien sowohl als Venen ist ferner nach meinen Messungen die Elasticität in der Längenrichtung der Wandung grösser als in der Quere. So war der Elasticitätscoëfficient der Aorta im Mittel aus mehreren Versuchen in der Länge 60,1, in der Quere 38,1, der Elasticitätscoëfficient der Jugularis in der Länge 97,4, in der Quere 47,0 Gr. Die elastische Nachwirkung der Gefässhäute (vgl. §. 12) ist nach meinen und nach Braune's Beobachtungen sehr bedeutend. Belastet man aber von einer und derselben Gleichgewichtslage aus, so sind innerhalb engerer Grenzen die Dehnungen den Gewichten proportional. Auch die Cohäsion der Venen ist nach Wertheim grösser als diejenige der Arterien. Die Angabe Volkmann's, dass die Carotis einen stärkeren Quecksilberdruck aushielt, ohne zu zerreissen, als die Jugularis desselben Thieres, steht damit nicht in Widerspruch, da die Dicke der Wandung nicht dabei in Betracht gezogen wurde *).

§. 69. Allgemeine Gesetze der Bewegung von Flüssigkeiten in Röhren.

Um die Erscheinungen der Blutbewegung im Gefässsystem zu verstehen, ist es erforderlich, zuvor die Gesetze der Flüssigkeitsbewegung in

*) Wertheim, annales de chimie et de physique, 3. sér. t. XXI. Volkmann, Hämodynamik, §. 142. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, 1858. Braune, Festgabe zu Ludwig's Jubiläum von seinen Schülern, 1875.

einem Röhrensystem überhaupt in's Auge zu fassen. Der einfachste Fall, von dem wir hier ausgehen können, ist die Bewegung einer unter einem bestimmten Druck stehenden Flüssigkeit in einer Röhre mit starrer, unelastischer Wandung. Hieran schliesst sich der verwickeltere Fall einer Flüssigkeit, die, wie das Blut, durch Druckkräfte in einem elastischen Rohre bewegt wird.

1) Flüssigkeitsbewegung in starren Röhren. Am Boden eines Druckgefässes (Fig. 48) befinde sich seitlich ein Ausflussrohr. Die Flüssigkeit in dem Gefäss werde immer auf gleicher Höhe erhalten, so dass der Druck, unter welchem die Flüssigkeit steht, ein constanter ist. Dann ist die Geschwindigkeit, mit welcher sich die Flüssigkeit in dem Rohr bewegt, auf allen Punkten desselben gleich gross. Sie ist, so lange der Durchmesser des Rohrs bei gegebener Länge eine gewisse Grenze nicht übersteigt, proportional dem am Anfang des Rohrs stattfindenden Druck, seinem Querschnitt und umgekehrt proportional seiner Länge; ausserdem ist sie abhängig von der Beschaffenheit der Flüssigkeit. Die Druckkraft dagegen, welche die Theilchen der Flüssigkeit gegen einander ausüben, und welche als Seitendruck gegen die Wand gemessen werden kann, nimmt ab proportional der Entfernung von der Einflussöffnung. Setzt man daher bei i, l auf die Wand senkrechte Röhren ein, so nimmt die Höhe, bis zu welcher in diesen die Flüssigkeit ansteigt, proportional der Entfernung von der Einflussöffnung ab. Die Abnahme der in der Flüssigkeit vorhandenen Druckkraft wird daher durch die Gerade o r dargestellt, welche die Höhen der in den Röhren angestiegenen Flüssigkeit mit einander verbindet. Will man die Gesammtgrösse der in jedem einzelnen Querschnitt der Röhre vorhandenen Kräfte messen, so muss man zu der Druckkraft, welche durch die Höhen m o, i f repräsentirt ist, die als Geschwindigkeit auftretende lebendige Kraft addiren. Diese letztere ist überall gleich gross, sie lässt sich also für jeden Querschnitt durch die auf die Linien m o, i f aufgesetzten Linien o p, f g darstellen. Man denkt sich hierbei die lebendige Kraft der Bewegung in Druckkraft zurückübersetzt: wie der Druck in i durch eine Flüssigkeitssäule von der Höhe i f, so ist die dort und in der ganzen Röhre vorhandene Geschwindigkeit durch eine Flüssigkeitssäule von der Höhe f g zu Stande gekommen. Die Abnahme, welche die Gesammtsumme der Kräfte erfährt, wird durch die Gerade p q, welche der Geraden o r parallel ist, ausgedrückt. Diese Abnahme kann nur ihren Grund haben in dem Widerstand, welchen die Flüssigkeit in Folge der Reibung der Flüssigkeitstheilchen an einander findet. Da aber die Abnahme der Kräfte bloss

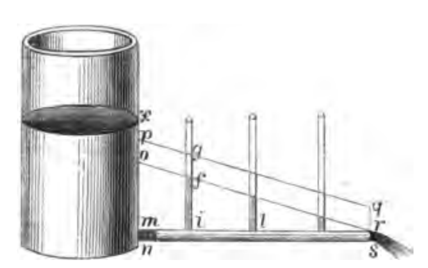


Fig. 48. Druckgefäss mit Ausflussrohr.

die Druckkraft treffen kann, während die Geschwindigkeit wegen der Continuität der Flüssigkeit constant bleiben muss, so kann auch die Ueberwindung des Widerstandes nur durch die Druckkraft geschehen. Der auf jeder Wegstrecke geschehende Verlust an Druckkraft ist somit gleich der Grösse des auf derselben Wegstrecke in der Röhre vorhandenen Widerstandes. Die ganze im Anfang der Röhre vorhandene Druckkraft und Geschwindigkeit m p ist übrigens nicht vollkommen gleich der Druckkraft, welche die Flüssigkeit in dem Druckgefäss ausübt, sondern etwas kleiner. Dies rührt davon her, dass die Flüssigkeit an der Einflussstelle in die Röhre einen Widerstand findet. Die Linie p q trifft daher das Gefäss an einem Punkte, der etwas unter dem Niveau der in demselben befindlichen Flüssigkeit liegt. Die Höhe m o bezeichnet man als Druckhöhe, o p als Geschwindigkeitshöhe und p x als Höhe des Uebergangswiderstandes.

Die eben erörterten Gesetze ändern sich, wenn die Röhre, in welcher die Flüssigkeit sich bewegt, ihren Durchmesser ändert oder sich verzweigt. In einer Röhre, deren Durchmesser sich sprungweise ändert, bleibt die Geschwindigkeit innerhalb eines jeden der gleich weiten Röhrenabschnitte constant, und der Druck fällt in jedem Röhrenabschnitt geradlinig. Da aber durch jeden Querschnitt der ganzen Röhre in gleichen Zeiten gleich viel fliessen muss, und doch in einem grösseren Querschnitt mehr Theilchen Platz finden, als in einem kleineren, so verhalten sich die Geschwindigkeiten in den einzelnen Abschnitten der Röhre umgekehrt wie die Querschnitte derselben. Ferner tritt an der Einmündungsstelle eines engeren in einen weiteren Röhrenabschnitt wegen der hier stattfindenden Geschwindigkeitsverminderung eine dieser entsprechende Druckvermehrung und umgekehrt an der Einmündungsstelle eines weiteren in einen engeren Röhrenabschnitt wegen der stattfindenden Geschwindigkeitsvermehrung eine entsprechende Druckverminderung auf. Im Ganzen aber muss, wenn zwischen m und r (Fig. 48) Erweiterungen des Strombetts gelegen sind, die Druckhöhe m o am Anfang der Röhre kleiner sein, als in der nicht erweiterten Röhre, weil mit abnehmender Geschwindigkeit die Reibung der Flüssigkeitstheilchen an einander abnimmt, also der die Druckhöhe bestimmende Widerstand in den erweiterten Stellen geringer ist. Im selben Maasse als die Druckhöhe m o kleiner ist, muss aber die Geschwindigkeitshöhe o p grösser sein: durch eine Röhre mit Erweiterungen fliesst daher in derselben Zeit mehr Flüssigkeit als durch eine Röhre ohne Erweiterungen. Aendert sich der Querschnitt der Röhre nicht sprungweise, sondern allmälig, so stellen natürlich auch die Veränderungen des Drucks und der Geschwindigkeit nur allmälig sich ein. Wenn eine Röhre sich verzweigt und gleichzeitig der Gesammtquerschnitt sich vergrössert, so ist das Resultat ein zusammengesetztes. Durch die Verzweigung wird ein Widerstand eingeführt, da der Flüssigkeitsstrom an den Verzweigungsstellen sich stösst. Dagegen wird durch die Erweiterung

des Strombetts der gesammte Widerstand vermindert. Beide Einflüsse können sich offenbar mehr oder weniger compensiren. Der Versuch lehrt jedoch, dass, wo eine Erweiterung des gesammten Strombettes eintritt, stets die durch letztere bewirkte Strombeschleunigung überwiegend ist, so zwar, dass der Winkel, unter welchem sich ein Seitenrohr von einer Hauptröhre abzweigt, keinen merklichen Einfluss auf die stattfindende Strombeschleunigung hat.

Der Druck einer Flüssigkeit ist nach allen Richtungen gleich gross. Den Druck, welchen die in einer Röhre strömende Flüssigkeit ausübt, misst man daher, wie in Fig. 48 angedeutet ist, in der Regel mittelst seitlich eingesetzter Druckröhren. Verlängert man die gerade Linie, welche durch die oberen Endpunkte der in diesen Druckröhren stehenden Flüssigkeiten geht, bis an das Druckgefäss, so erhält man die Druckhöhe oder Widerstandshöhe (m o). Um die Geschwindigkeitshöhe zu bestimmen, muss man die Geschwindigkeit des Stromes kennen. Die Geschwindigkeit in 1 Secunde ist gleich dem Flüssigkeitsvolum, das in 1 Secunde ausfliesst, dividirt durch den Querschnitt der Röhre. Ein Flüssigkeitstheilchen aber, welches durch den Druck einer Flüssigkeitssäule o p in Bewegung kommt, erhält eine Geschwindigkeit, die ebenso gross ist, als wenn das Theilchen von der Höhe o p herabgefallen wäre. Nach den Fallgesetzen ist nun, wenn o p die Fallhöhe ist und man mit v die Endgeschwindigkeit, mit g die Beschleunigung durch die Schwere bezeichnet, $op = \frac{v^2}{4g}$. Hiernach lässt sich sowohl aus der Geschwindigkeitshöhe die Geschwindigkeit als aus der Geschwindigkeit die Geschwindigkeitshöhe berechnen.

Die Abhängigkeit, in welcher die Geschwindigkeit von dem Druck in dem Druckgefäss und den Dimensionen der Röhre steht, ist zuerst von Poiseuille für capillare Röhren aufgefunden und neuerdings von Jacobson auch für weitere Röhren bis zu einer gewissen Grenze bestätigt worden. Ueberschreitet der Querschnitt der Röhre diese Grenze, so geht zugleich das continuirliche in ein stossweisses Ausfliessen über (Hagen). Wenn man mit p den Druck, mit q den Querschnitt und mit l die Länge der Röhre, ausserdem mit R eine von der Beschaffenheit der Flüssigkeit abhängige Constante bezeichnet, so gilt die Gleichung $v = \frac{p}{R} \cdot \frac{q}{l}$. Diese Gleichung lässt sich theoretisch begründen, falls man annimmt, dass die Flüssigkeitstheilchen bei der Bewegung nur an einander, nicht an der Wandung sich reiben, dass also an der letzteren eine ruhende Flüssigkeitsschichte hängen bleibt. Wie aus Poiseuille's Versuchen hervorgeht, ist dies für Glaswände (und ohne Zweifel auch für die leicht benetzbaren thierischen Gefässwände) in der That richtig, während dagegen an Metallwänden nach Helmholtz und Piotrowsky eine Reibung stattfindet; für diesen Fall tritt dann an die Stelle der obigen eine zusammengesetztere Gleichung. Uebrigens gelten alle diese Beziehungen nur für gleich bleibende Temperatur. Mit steigender Temperatur nimmt die Geschwindigkeit beträchtlich zu.

Die Veränderungen des Drucks und der Geschwindigkeit bei Erweiterungen und Verengerungen des Rohres werden durch Fig. 49 dargestellt. Ist a e die Druckhöhe, e k die Geschwindigkeitshöhe an der Einflussöffnung, so sinkt der Druck in dem ersten Röhrenstück a b entsprechend

der Linie e f, und die constante Geschwindigkeit in demselben wird durch die Ordinaten e k = f l gemessen. Bei b nimmt die Geschwindigkeit um l m ab und der Druck um f g zu; in dem Röhrenstück b c bezeichnet daher g h das allmälige Abfallen des Drucks und die ihr parallele Linie m n die constante Geschwindigkeit. Endlich bei c nimmt die Geschwindigkeit wieder um n o zu und der Druck entsprechend um h i ab; in dem letzten Röhrenabschnitt c d bezeichnet daher i d den Abfall des Drucks und die ihr parallele o p die constante Geschwindigkeit.

Wenn eine Röhre A B C (Fig. 50) bei B eine Biegung besitzt, so wird die in der Richtung A B bewegte Flüssigkeit bei B einen Stoss gegen die Wand ausüben, der die Flüssigkeit in eine rückläufige Bewegung zu versetzen strebt und daher als Widerstand auf dieselbe einwirkt. Es entsteht daher an der Biegungsstelle eine Stauung, welche einen Theil des Stromes in der Bewegung hemmt. Da aber auch hier durch jeden Querschnitt in gleichen Zeiten gleich

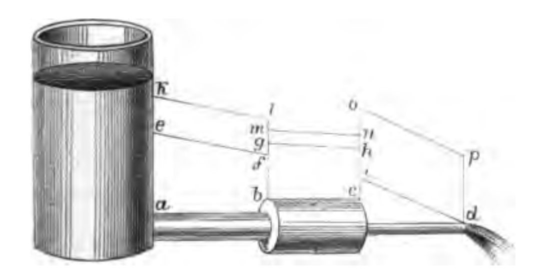


Fig. 49. Druck und Geschwindigkeit bei Erweiterungen und Verengerungen des Rohres.

Fig. 50. Einfluss von Biegungen des Rohres.

viel hindurchtreten muss, so wirkt die Stauung wie eine Verengerung des Strombetts, und der bewegte Theil der Flüssigkeit muss sich, der Verengerung entsprechend, so weit die Stauung reicht, schneller bewegen. Wie bei einer Verengerung des Rohres, so muss ferner auch eine Druckänderung an der Knickungsstelle stattfinden. Bezeichnen wir auf der Linie A D den Seitendruck durch verticale Ordinaten, indem wir den Theil B D dieser Linie dem geknickten Theil B C des Rohres correspondirend denken, so wird die Veränderung des Seitendrucks durch die Linie a b c D dargestellt. Der Widerstand, also die Druckhöhe, ist am Anfang des Rohres um die Grösse a a', den Widerstand der Stauung, grösser als bei einem Rohr von gleicher Länge ohne Knickung; an der Stelle der Stauung sinkt er dann rascher und unterhalb der Stauung wieder mit gleicher Geschwindigkeit wie vorher. Wäre das Rohr nicht gebogen, so würde die Gerade a' D das Fallen der Widerstandshöhe ausdrücken. In Folge der Biegung wird also die Widerstandshöhe von der Einflussöffnung bis zur Stelle der Biegung vergrössert, unter dieser Stelle verhält sie sich aber gerade so, als wenn gar keine Biegung vorhanden wäre. Die Geschwindigkeitshöhe wird durch die Linie $\alpha\ \beta\ \gamma\ \delta$ dargestellt: sie ist von α bis β und von γ bis δ constant und zugleich in diesen beiden Röhrenabschnitten gleich gross; an der Knickungsstelle nimmt sie aber, entsprechend der Querschnittsänderung des fliessenden Stromtheils, zuerst bei β zu und dann gegen γ rasch wieder ab.

Bei den Strömungserscheinungen in verzweigten Röhren kommen die Einflüsse der Biegung und der Veränderung des Querschnitts gleichzeitig zur Geltung. Es ist hier besonders derjenige Fall von Interesse, der im Gefässsystem der Thiere verwirklicht ist, wenn nämlich ein Gefässrohr in mehrere Zweige sich spaltet, die zusammen einen grösseren Querschnitt besitzen als das ursprüngliche Rohr, und wenn sich schliesslich die Zweige wieder in ein einziges Rohr sammeln, dessen Durchmesser demjenigen des ersten annähernd gleich ist. Die Fig. 51 A stellt das einfachste Schema dieser Art, B eine etwas verwickeltere Anordnung dar. Die gebrochene Linie a b c d e deutet die Veränderungen des Drucks in A an, wenn sich die Flüssigkeit von A gegen D hin bewegt. Bei B würde, wenn bloss die Zunahme des Gesammtquerschnitts in Rücksicht käme, der Druck plötzlich ansteigen; wenn dagegen bloss der Einfluss der Biegung sich geltend machte, so würde er an derselben Stelle plötzlich sinken. Beide Momente compensiren sich also theilweise oder vollständig, so dass die Drucklinie bei b möglicher Weise nur eine einfache Knickung zeigt. Letztere muss aber nothwendig eintreten, weil das Strombett zwischen B und C erweitert ist und daher zwischen diesen beiden Punkten, wie zwischen b und c in Fig. 49.

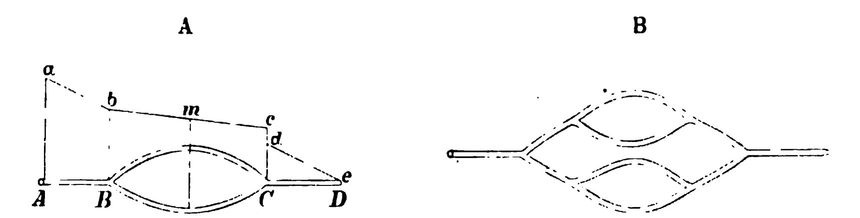


Fig. 51. Druck in verzweigten Röhren.

der Druck langsamer sinkt. Anders verhält es sich an der Stelle C, wo die beiden Zweige zusammenmünden. Hier bewirken beide Momente, sowohl die Biegung wie die Veränderung des Strombetts, da die letztere diesmal in einer Verengerung besteht, eine Abnahme des Drucks. Bei C muss also der Druck plötzlich sinken, so dass hier die Drucklinie nicht bloss eine Knickung sondern einen plötzlichen Sprung macht. Hieraus ergibt sich unmittelbar, dass in einem in der hier vorausgesetzten Weise symmetrischen Röhrensystem der Druck nicht symmetrisch um einen mittleren Querschnitt m steigt und wieder sinkt, sondern dass der Druck an der Stelle m grösser ist als das Mittel des Drucks an zwei symmetrisch vor und hinter dieser Stelle gelegenen Punkten B und C. Wie sich an der Stelle B der Einfluss der Biegung und derjenige der Erweiterung compensiren, so kann dies auch in Bezug auf die Druckhöhe am Anfang des ganzen Röhrensystems der Fall sein, obgleich die grössere Berührungsfläche zwischen Flüssigkeit und Wand, die ein verzweigtes System besitzt, ähnlich der Biegung den Widerstand vergrössern muss. Es kann daher eintreten, dass bei einem verzweigten Röhrensystem die Druckhöhe am Anfang nicht grösser ist als bei einem einfachen; ja es kann sogar, wie Jacobson gefunden hat, bei einem stärker verzweigten System, wie in Fig. 51 B, die Druckhöhe an der Einflussmündung, also der Gesammtwiderstand, geringer sein als bei einem aus Röhren

von derselben Weite zusammengesetzten aber weniger verzweigten System. Entgegengesetzt der Druckhöhe verhält sich natürlich nach den vorigen Auseinandersetzungen die Geschwindigkeit: es kann also aus dem sonst gleich beschaffenen, aber stärker verzweigten Röhrensystem dieselbe oder sogar eine grössere Menge von Flüssigkeit in der gleichen Zeit ausfliessen als aus dem einfacheren. Nach den Beobachtungen von Jacobson, welche in dieser Beziehung die älteren Versuche von Volkmann berichtigen, scheint es sogar, dass regelmässig bei der Verzweigung die auf eine Verlangsamung des Stromes hinwirkenden Einflüsse überwiegen, indem ein System wie das in Fig. B dargestellte bei der Anwendung des nämlichen Druckgefässes grössere Ausflussmengen liefert als das einfachere System A. *).

2) Flüssigkeitsbewegung in elastischen Röhren. Wenn durch eine Röhre mit ausdehnbarer und elastischer Wandung sich eine Flüssigkeit unter constantem Druck bewegt, so folgt dieselbe, sobald sich die Röhre so weit ausgedehnt hat, dass ihre elastische Kraft der Druckkraft das Gleichgewicht hält, den nämlichen Gesetzen wie eine Flüssigkeit in einer starren und unelastischen Röhre. Anders verhält es sich, wenn der Druck, der die Bewegung erzeugt, stossweise einwirkt. In diesem Fall dehnt unter dem Einfluss des Stosses zuerst der der Einflussöffnung nächste Röhrenabschnitt sich aus, um sich, sobald der Stoss aufhört, wieder zusammenzuziehen, indem er die Flüssigkeit in den ihm nächst gelegenen Abschnitt der Röhre eintreibt, so dass nun dieser sich ausdehnt. So muss in der Wandung der Röhre eine positive Welle sich fortpflanzen. Die Fortpflanzung dieser Welle geschieht um so rascher, eine je grössere elastische Kraft die Wandung besitzt, d. h. je weniger ausdehnbar die Röhre ist. Während die Welle vom Anfang zum Ende der Röhre sich fortpflanzt, wird zugleich durch den Stoss die Flüssigkeit in derselben Richtung fortgetrieben. Da die Wellenbewegung des Rohres der Flüssigkeit sich mittheilt, so ist die Bewegung eines jeden Theilchens der letzteren aus der einfach fortschreitenden Bewegung und aus der Wellenbewegung zusammengesetzt. Man kann daher auch die Bewegung der ganzen Flüssigkeit in eine Strömungsbewegung und in eine Wellenbewegung zerlegen. Die resultirende Bewegung erhält man, wenn man beide zusammensetzt.

Die Erscheinungen der Strömungsbewegung in einer unelastischen Röhre bestehen, wie oben dargethan wurde, vorausgesetzt, dass dieselbe überall von gleichem Querschnitt ist, in einer constanten Geschwindigkeit und in einem proportional der durchlaufenen Länge abnehmenden Druck. Wird jedoch die Bewegung durch einen Stoss bewirkt, der bis zu einem Maximum zunimmt und dann wieder bis auf Null sinkt, so werden auch

*) Volkmann, Hämodynamik. Ludwig und Stefan, Wiener Sitzungsber. Bd. 32. Poiseuille, mémoires des savants étrangers, t. IX. Jacobson, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1860 u. 61. Helmholtz und Piotrowsky, Wiener Sitzungsber. Bd. 40.

Druck und Geschwindigkeit zunehmen und wieder abnehmen, und zwar der Druck von einer gewissen Grösse an, da vorausgesetzt wird, dass die Röhre anfänglich schon unter einem gewissen Druck gefüllt ist, die Geschwindigkeit aber von Null an. Wiederholen sich nun jene Stösse periodisch, so werden auch die Zu- und Abnahmen des Drucks und das Entstehen und Verschwinden der Strömung periodisch sich wiederholen. Ist dagegen die Röhre elastisch, so wird durch die über dieselbe sich fortpflanzende Welle eine Reihe von Veränderungen des Querschnitts hervorgerufen. Nach den allgemeinen Gesetzen der Strombewegung in Röhren mit veränderlichem Querschnitt muss hierbei in jeder erweiterten Stelle (bei jedem Wellenberg) der Druck zunehmen und die Geschwindigkeit abnehmen, in jeder verengerten Stelle (bei jedem Wellenthal) der Druck abnehmen und die Geschwindigkeit zunehmen. Da die Welle eine sich bewegende Form ist, so müssen diese Druck- und Geschwindigkeitsveränderungen an jeder Stelle des Rohrs in einer fortwährenden periodischen Veränderung begriffen sein, die dem periodischen Verlauf der Welle entspricht. Die durch die Querschnittsveränderungen bedingten Schwankungen des Drucks und der Geschwindigkeit müssen sich ferner mit den Schwankungen, welche die stossweise Druckkraft für sich bewirkt, summiren, wobei jedoch zugleich diese unmittelbare bewegende Wirkung des Stosses wegen der Ausdehnbarkeit der Wandung geringer ist als in einer starren Röhre, da ein Theil der Druckkraft, welcher hier der Bewegung zu gute kommt, dort in der Ueberwindung der elastischen Kraft der Wandung verloren geht.

Wenn man auf diese Weise die durch den unmittelbaren Stoss bewirkte Geschwindigkeit und die durch die Wellen der elastischen Wand bewirkte Geschwindigkeit summirt, so ist klar, dass nur im Anfang der Röhre, unmittelbar hinter dem einwirkenden Stoss, die Bewegung eine intermittirende ist, d. h. aufhört, sobald der Stoss ein Ende hat, und wieder beginnt, sobald der Stoss wieder anfängt. Im weitern Verlauf der Röhre wird die Bewegung niemals ganz intermittirend, sondern wenn die unmittelbar durch den Stoss in der Flüssigkeit bewirkte Bewegung aufhört, so wird die durch die Reaction der elastischen Wand erzeugte Bewegung noch eine Zeit lang andauern, und zwar bewegt sich die Flüssigkeit von dem Punkt an nicht mehr intermittirend, sondern blos remittirend, wo ein neuer Stoss bereits anfängt, während die in der Wand verlaufende Welle noch nicht wieder zur Ruhe gekommen ist. Dieser Punkt liegt um so näher an dem Ort des Stosses, je häufiger die einzelnen Stösse auf einander folgen. Da nun der von der elastischen Wandung ausgeübte Druck von der ursprünglichen Stosskraft herstammt, so wird unter dem Einfluss der elastischen Wandung nur die in einer kurzen Zeit einwirkende Stosskraft auf eine grössere Zeit vertheilt. Offenbar muss diese Vertheilung um so gleichmässiger geschehen, je weiter man sich von der Stelle des Stosses entfernt. Von einem gewissen Punkte

an muss daher der remittirende in einen continuirlichen Strom übergehen. Dieser Punkt, der ebenfalls dem Ort des Stosses um so näher rückt, je grösser die Häufigkeit der Stösse ist, muss an derselben Stelle liegen, an welcher die Wellen des elastischen Rohrs unmerklich geworden sind, da ein continuirlicher Strom nur in einer Röhre möglich ist, in der jeder einzelne Querschnitt unverändert bleibt. Wie die Schwankungen der Geschwindigkeit, so werden auch die Schwankungen des Drucks im Verlauf des Rohrs allmälig schwächer, bis endlich von dem Punkt an, wo die Wellen des Rohrs erlöschen, der Druck ähnlich wie in einer unelastischen Röhre continuirlich abnimmt.

Zur besseren Verdeutlichung des Obigen denken wir uns eine elastische Röhre mit einem Druckgefäss in Verbindung, aus welchem die Flüssigkeit stossweise in die Röhre eingelassen wird. Nach jedem Stoss soll am Ende der Röhre eine der eingelassenen entsprechende Quantität Flüssigkeit ausfliessen, so dass die gesammte Menge der in der Röhre enthaltenen Flüssigkeit nach Ablauf der Welle wieder die nämliche ist. Wäre die Flüssigkeit in einem continuirlichen Strome begriffen, so würde die Gerade a b (Fig. 52) die Veränderungen des Drucks und die ihr Parallele c d die constante Geschwindigkeit ausdrücken. Durch den Stoss und die Wellenschwingungen des Rohres erhält man für die Druckwerthe statt der Geraden a b die über dieser gezeichnete Wellenlinie, die eine stetig sich verändernde Form hat, indem in der nächsten Periode die jetzigen Wellenberge in Wellenthäler sich umgewandelt haben. Diese Wellenlinie schliesst sich allmälig vollständig der Geraden a b an. Die Schwankungen der Geschwindigkeit werden durch die über c d gezeichnete Wellenlinie ausgedrückt, deren Anfangspunkt die Ordinate Null hat, und die sich ebenfalls immer mehr der Geraden c d anschliesst. Die Gerade a b stellt die Veränderungen des mittleren Drucks dar, die ihr Parallele c d bezeichnet die constante mittlere Geschwindigkeit. Für einen beliebigen Punkt in der Röhre ist also m n der mittlere Druck und n o die mittlere Geschwindigkeit.

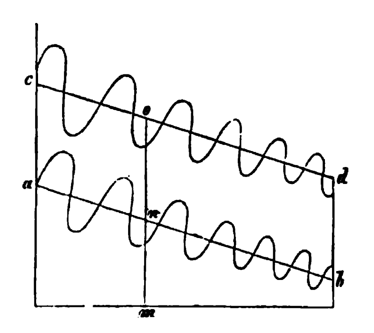


Fig. 52. Graphische Darstellung der Druck- u. Geschwindigkeitsänderungen in einem elastischen Ausflussrohr.

Die Zerlegung der Flüssigkeitsbewegung im elastischen Rohr in eine Strömungsbewegung und in eine Wellenbewegung, auf welcher die obigen Betrachtungen beruhen, lässt sich auf folgende Weise experimentell erläutern. Wenn man eine mit Flüssigkeit gefüllte elastische Röhre mit einem Druckgefäss verbindet und die Einflussöffnung des Druckgefässes sowie die Ausflussöffnung der Röhre jede mit einem Hahn verschliesst, so erhält man, wenn der Hahn der Röhre geöffnet wird, der Hahn des Druckgefässes aber verschlossen bleibt, blosse Strömungsbewegung, da die Elasticität der Röhre die in ihr enthaltene Flüssigkeit austreibt. Schliesst man hingegen den Hahn der Röhre und öffnet momentan

den Hahn des Druckgefässes, so erhält man blosse Wellenbewegung, die, wenn sie das Ende der Röhre erreicht hat, wieder gegen den Anfang derselben zurückläuft, u. s. f. Hat man endlich den Hahn der Röhre offen und öffnet man momentan den Hahn des Druckgefässes, so erhält man Strömungs- und Wellenbewegung combinirt.

Aus der vereinten Wirkung der Strömungs- und Wellenbewegung ergibt sich auch die Bahn, die jedes Flüssigkeitstheilchen beschreibt. Bei der blossen Strömungsbewegung würde sich jedes Theilchen geradlinig nach der Ausflussmündung fortbewegen. Bei der blossen Wellenbewegung würde jedes Theilchen eine elliptische, in sich zurücklaufende Bahn beschreiben. Jeder Wellenberg würde es nach vor- und aufwärts, jedes Wellenthal um ebensoviel nach rück- und abwärts bewegen. Sind nun Strömungs- und Wellenbewegung combinirt, so muss sich auch für jedes Theilchen die fortschreitende mit der elliptischen Bahn combiniren. Unter dem Einfluss der positiven Welle einer elastischen Röhre würde also ein Theilchen etwa die Bahn a c (Fig. 53) beschreiben. Die ganze Curve zeigt den Weg des Theilchens während sechs aufeinander folgender Wellen, a b entspricht einer einzigen Welle *).

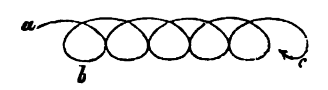


Fig. 53. Bahn eines Flüssigkeitstheilchens bei der fortschreitenden Welle im elastischen Rohr.

Ausser von den hier erörterten allgemeinen Gesetzen ist die Blutbewegung von den besonderen für sie im Organismus gegebenen Bedingungen abhängig. Diese sind vor allem 1) die Bewegungen des Herzens; dazu kommen dann als mehr secundäre Momente 2) die Athembewegungen und andere von aussen auf Herz und Blutgefässe einwirkende Kräfte, sowie 3) die Innervation des Herzens und der Gefässe, durch welche die Weite und Spannung der Gefässröhren fortwährenden Schwankungen unterworfen ist.

§. 70. Bewegungen des Herzens.

Die Herzmuskel ist während des Lebens in periodischen Bewegungen begriffen. Indem diese Contractionen von den einzelnen Herzabtheilungen ungleichzeitig ausgeführt werden, erfährt das Herz bei seinen Bewegungen Form- und Lageänderungen, die von eigenthümlichen Geräuschen begleitet sind.

1) Verlauf der Herzbewegungen. Die Bewegungen des Herzens wiederholen sich periodisch. Den einmaligen Ablauf einer solchen periodischen Bewegung bezeichnet man als einen Herzschlag. Die Dauer desselben beträgt beim Menschen durchschnittlich $^1/_{65}$—$^1/_{75}$ Minute. Während jedes Herzschlags findet eine einmalige Contraction (Systole) und Erweiterung (Diastole) jeder der Hauptabtheilungen des Herzens statt, und zwar beginnt die Bewegung des zuvor ruhenden Herzens regelmässig

*) E. und W. Weber, Wellenlehre. Volkmann, Himodynamik 1850.

mit der gleichzeitigen Contraction der beiden Vorhöfe; noch während sie in Zusammenziehung begriffen sind, folgt die Contraction der Ventrikel. Sind die Kammern wieder erschlafft, so bleiben auch die Vorhöfe noch kurze Zeit in Ruhe, bis dieselbe Aufeinanderfolge der Bewegungen von neuem beginnt. Der Verlauf der Herzbewegungen lässt sich sonach in folgende fünf Acte trennen: 1) Contraction der Vorhöfe, 2) Contraction der Ventrikel, 3) Erschlaffung der Vorhöfe, 4) Erschlaffung der Ventrikel, 5) Herzpause. Die Acte 1 und 2 betragen etwa $^2/_5$, die Acte 3—5 $^3/_5$ der Dauer eines Herzschlags. Die Vorhofsystole währt viel kürzer als die Ventrikelsystole, diese nimmt etwa die Hälfte, jene höchstens $^1/_5$ des Herzschlags in Anspruch. Der ganze Verlauf des Herzschlags lässt sich somit durch die nebenstehenden zwei Curven A b und V c (Vorhofs- und Ventrikelbewegungen) darstellen. Zwischen der Contractionsdauer der einzelnen Herzabtheilungen und der ganzen Dauer des Herzschlags besteht kein constantes Verhältniss. Vielmehr behält die absolute Dauer der Ventrikelsystole (x y Fig. 54) bei wechselnder Pulsfrequenz ziemlich den gleichen Werth; während z. B. der Herzschlag zwischen 0,640 und 0,806 Sec. variirte, lagen die absoluten Werthe der Ventrikelsystole bloss zwischen 0,301 und 0,327 Sec. (Donders.)

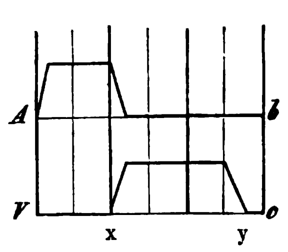


Fig 54. Verlauf der Herzbewegungen. A b Vorhofbewegungen, V c Ventrikelbewegungen.

Zur Untersuchung des Verlaufs der Herzbewegungen bediente man sich entweder solcher Methoden, bei denen zugleich der von den verschiedenen Herzabtheilungen hervorgebrachte Blutdruck annähernd bestimmt wurde, oder man beschränkte sich darauf, möglichst genau den Verlauf der einzelnen Bewegungen zu registriren. Zu ersterem Zweck brachten Marey und Chauveau bei Pferden und Hunden durch die Jugularvene in den rechten Vorhof eine Hohlsonde, deren Ende durch eine mit Luft gefüllte Kautschukblase geschlossen war, eine ebensolche wurde durch die Carotis in den linken Ventrikel eingeführt; jede dieser Blasen communicirte durch einen Kautschukschlauch mit dem Luftraum einer Trommel (Fig. 55), die oben durch eine Kautschukmembran geschlossen war, auf der letzteren bewegte sich ein leichter Fühlhebel, der seine Excursionen auf eine durch ein Uhrwerk vorbeibewegte Papierfläche aufzeichnete (Cardiograph von M. u. Ch.). Um genauere Werthe für die Grösse der Druckschwankungen zu erhalten, brachte Fick eine unten offene und ausserdem am unteren Ende mit seitlichen Oeffnungen versehene Glasröhre, deren freies Ende mit einem Federmanometer in Verbindung gebracht war, in die zugänglichen Räume des Hundeherzens. Um den blossen Verlauf der Herzbewegungen darzustellen, setzte Landois zwei zeichnende Fühlhebel unmittelbar auf das blossgelegte Herz, den einen auf die Ventrikel, den andern auf die Vorhöfe. Donders ahmte den Rhythmus der durch das Stethoskop aufgefassten Herztöne durch Bewegungen der Hand nach und liess diese Bewegungen auf einem rotirenden Cylinder registriren. Die in Fig. 55 dargestellte Vorrichtung hat Marey

als Polygraphen bezeichnet, weil sie zur Aufzeichnung aller möglichen Bewegungen gebraucht werden kann. So hat man sich derselben namentlich auch bedient, um beim Menschen oder bei unverletzten Thieren die Zahl der Herzschläge zu registriren. In diesem Fall setzt man den Kautschukschlauch k des Polygraphen mit einem Kautschukbeutel in Verbindung, welcher aufgeblasen und an der Stelle des Herzstosses auf die Brustwand aufgelegt wird. Der Hebel des Polygraphen hat bei a seinen Drehpunkt, die Kautschukplatte der Trommel trägt eine Metallspitze, welche dem Hebel als Unterstützungspunkt dient; durch die Schraube s kann die Distanz zwischen Hebel und Trommel variirt werden. In solchen Fällen, wo dem Luftraum der letzteren starke Druckschwankungen mitgetheilt werden, dient das elastische Band e zur Ermässigung der Hebelbewegungen *).



Fig. 55. Polygraph nach Marey und Lortet.

2) Form- und Lageänderungen des Herzens. Die Formveränderungen des Herzens bei seinen Bewegungen bestehen in einem steten Wechsel zwischen der Form der Systole und der Form der Diastole. Während an dem diastolischen Herzen der Breitedurchmesser den Dickedurchmesser übertrifft, nimmt das systolische Herz annähernd die Form eines Kegels mit runder Basis an, indem der Breitedurchmesser kleiner und der Dickedurchmesser etwas grösser wird; zugleich entsteht eine unbeträchtliche Verkürzung in der Längsaxe. Beim Uebergang aus der Systole in die Diastole erfährt das Herz ferner eine geringe Lageveränderung, indem es sich um seine Queraxe und um seine Längsaxe dreht. Bei der Drehung um die Queraxe erhebt sich die Herzspitze nach vorn. Bei der Drehung um die Längsaxe kommt die linke Kammer, die während der Diastole nach hinten gerichtet ist, nach vorn zu liegen.

In Folge der Form- und Lageänderungen des Herzens erfährt die Brustwandung der linken Seite, meistens zwischen der 5. und 6. Rippe, eine deutlich durch den Finger fühlbare, manchmal auch sichtbare Erschütterung, den Herzstoss. Der Herzstoss fällt mit der Systole des Ventrikels znsammen. Der Ort, wo er wahrgenommen wird, entspricht der Herzspitze oder einem nur wenig über derselben gelegenen Punkte. Hieraus ist zu folgern, dass der Herzstoss von der Drehung des Herzens um seine Queraxe, insbesondere von dem Anstossen der Herzspitze an den Zwischenrippenraum herrührt (Ludwig). Ausserdem aber kann durch die Zunahme des Dickedurchmessers von vorn nach hinten eine weiter nach oben sich

*) Marey u. Chauveau, mém. de l'acad. de méd. 1863. Donders, Nederl. Arch. II, 1865. Landois, med. Centralblatt 1866.

verbreitende Erschütterung der Brustwand entstehen (Arnold, Kiwisch). Zuweilen übertrifft diese letztere an Intensität den Stoss der Herzspitze.

Für den Herzstoss sind, von vielen älteren unhaltbaren Meinungen abgesehen, noch zwei erwähnenswerthe Erklärungen aufgestellt worden. Die erste führt denselben auf den Rückstoss des unter hohem Druck durch die arteriellen Mündungen ausfliessenden Blutes zurück (Skoda, Hiffelsheim); die zweite nimmt an, dass die durch das bei der Systole eindringende Blut ausgedehnten und verlängerten Arterien das Herz zurückschleudern (Sennac, Haller). Es ist in der That nicht unwahrscheinlich, dass diese Momente, durch welche das Herz bei der Systole im Brustraum von oben nach unten bewegt werden müsste, insofern von Bedeutung sind, als die Herzspitze in Folge des Rückstosses ihre Lage beibehält, während sie unter der blossen Wirkung der Muskelcontraction sich nach oben bewegen müsste. Um den Herztheil zu bestimmen, von welchem der Herzstoss herrührt, sticht man bei Thieren genau an dem Punkt, wo das Auge den Stoss sieht oder der Finger ihn fühlt, im Moment des Stosses eine Acupuncturnadel durch die Brustwand *).

Wie die Bewegungen des Herzens sich der Brustwand mittheilen, so können dieselben auch auf das Lungengewebe einwirken. Hierbei wird aber, da das Volum des Herzens bei der Systole ab-, bei der Diastole zunimmt, die Lunge im ersten Fall eine schwache inspiratorische, im letzteren eine schwache exspiratorische Bewegung ausführen. In der That beobachtet man, wenn man ein Nasenloch luftdicht mit einem Wassermanometer communiciren lässt und alle übrigen Athemöffnungen abschliesst, bei angehaltener Respiration Druckschwankungen der Manometerflüssigkeit, welche den Herzbewegungen synchronisch sind (Voit und Lossen). Ceradini konnte auch auf diesem Wege das oben bemerkte Zeitverhältniss zwischen Systole und Diastole der Ventrikel (2 : 3) constatiren. Nach Landois soll jedoch in Folge des Blutwechsels der Lunge die Exspirationsbewegung auch bei der Systole, die Inspirationsbewegung bei der Diastole erfolgen können **).

3) Herztöne. Das an die Brustwand angelegte Ohr vernimmt während eines jeden Herzrhythmus zwei Töne, die Herztöne. Davon fällt der erste Ton mit dem Herzstoss und der Systole der Kammern zusammen, er ist dumpf und dauert bis zum zweiten Tone an. Der zweite Ton ist heller und kürzer, er fällt mit dem Anfang der Diastole zusammen. Es folgt auf ihn eine Pause, die der übrigen Zeit der Diastole und der Systole der Ventrikel entspricht. Der erste Herzton wird in der ganzen Herzgegend wahrgenommen, er ist höchst wahrscheinlich ein in dem Herz-

---

*) Kürschner, Art. Herz, im Handwörterb. d. Physiologie, Bd. 2. Arnold, Handbuch der Anatomie, Bd. 2, 1. Kiwisch, Würzburger Verh. Bd. 1. Skoda, Auscultation u. Percussion. 5. Aufl. 1854. Ludwig, Lehrb. der Physiol. Bd. 2 und Festschrift zur Martini-Stiftung (Leipzig) 1877.

**) Voit, Zeitschr. f. Biologie, Bd. 1. Ceradini, Verhandl. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg 1869. Landois, Berliner klin. Wochenschr. 1870.

muskel in Folge seiner Zusammenziehung entstehendes Muskelgeräusch (Williams), zum Theil ist er vielleicht auch durch das Erzittern der zipfeligen Klappen bei ihrer Schliessung bedingt. Die Ursache des zweiten Tons liegt in der Anfüllung der halbmondförmigen Klappen, wie sich daraus ergibt, dass er in der Regel nur in der Gegend des Ursprungs der Aorta und Pulmonalarterie gehört wird, und dass Zerstörung der genannten Ventile den Ton vernichtet.

Dass der erste Herzton nicht, wie Magendie annahm, in dem Anschlagen des Herzens an die Brustwand seinen Grund hat, folgt daraus, dass dieser Ton auch am blossgelegten Herzen noch gehört wird. Für eine Betheiligung der zipfeligen Klappen scheinen zwar die beträchtlichen Veränderungen des Tons bei pathologischen Veränderungen der Klappen zu sprechen. Doch könnten immerhin auch die in Folge der Klappenabnormität entstandenen Geräusche sich dem Muskelton beimengen (Kiwisch, Guttmann). Ludwig und Dogiel fanden den Ton noch am blutleeren Herzen fortdauern, in welchem eine Anspannung der Ventile nicht mehr möglich ist. Dafür dass der erste Herzton hauptsächlich als Muskelgeräusch zu deuten sei, spricht aber namentlich auch das Vorkommen solcher Geräusche in allen mit einiger Kraft sich contrahirenden Muskeln *).

4) Kraft des Herzens. Blutbewegung im Herzen. Jede Abtheilung des Herzens übt bei der systolischen Zusammenziehung auf die in ihr enthaltene Blutmasse einen Druck aus, dessen Grösse wesentlich von der Stärke ihrer Muskelwand abhängt. Die Druckkraft des linken Ventrikels ist daher stärker als diejenige des rechten, und die letztere übertrifft weitaus die Druckkraft der Vorhöfe. Wir besitzen noch keine zureichenden Hülfsmittel, um die Druckkräfte der verschiedenen Herzabtheilungen direct zu messen; auf die Druckkraft des rechten und linken Ventrikels können wir jedoch aus den in der Lungenarterie und der Aorta gefundenen Werthen des Seitendrucks, denen der Blutdruck in den Herzkammern selbst jedenfalls nahehin gleichkommt, sowie aus der Geschwindigkeit des Blutstroms in den grossen Gefässen zurückschliessen (§. 71). Hiernach lässt sich die bei der Systole des linken Ventrikels geleistete Arbeit auf etwa 0,350 Kilogramm-Meter schätzen. In den Vorhöfen sind die mit der Contraction der Muskelwände verbundenen Schwankungen des Seitendrucks offenbar äusserst unbedeutend, da sonst, ähnlich wie von den Kammern nach den Arterien, so von den Vorhöfen nach den Venen Pulsschwankungen sich fortpflanzen müssten. Ausser der geringeren Kraft der Contraction kommt hierbei der Umstand in Betracht, dass die Vorhofsystole sichtlich von den Einmündungsstellen der Venen nach den Ostien der Kammern verläuft. Während also das Blut in einem nahezu gleichförmigen Strome

*) Williams, transactions of the british scientifique association, 1837. Kiwisch, Würzburger Verhandl. Bd. 1. Ludwig und Dogiel, Berichte der sächs. Ges. 1868. Guttmann, Virchow's Archiv Bd. 46. Bayer, Archiv der Heilkunde Bd. 10.

aus den Venen in die Vorhöfe einfliesst, wird durch die Systole der letzteren nur die Weiterförderung in die diastolisch erweiterten Kammern unterstützt.

Die Druckschwankungen, welche abwechselnd bei der Systole und Diastole der Herzabtheilungen entstehen, reguliren im Zusammenhang mit den im §. 68 geschilderten Klappenvorrichtungen die **Blutbewegung im Herzen.** Während der Pause ist das Herz gleichmässig mit Blut erfüllt. Mit dem Beginn der Vorhofsystole füllen sich die Kammern stärker an, indem das Blut durch die sich öffnenden zipfeligen Klappen aus den Vorhöfen in sie eindringt. Durch die nun beginnende Contraction der Ventrikel werden die Zipfel der Cuspidalklappen gegen einander gepresst, so dass diese Klappen fest sich schliessen (an dem Umschlagen in die Vorhöfe hindern sie die Sehnen der Papillarmuskeln), während die Semilunarklappen durch das andrängende Blut geöffnet werden. Sobald die Erweiterung der Ventrikel beginnt, schliessen sich die Semilunarklappen, weil nun in den Ventrikeln der Blutdruck sinkt, während er in den Arterien zunimmt. Ebenso beginnen sich die Cuspidalklappen zu öffnen, weil der Druck in den Vorhöfen, die sich unterdessen mit Blut gefüllt haben, grösser wird, und gleichzeitig der Zug der noch contrahirten Papillarmuskeln nicht mehr an dem in den Ventrikeln vorhandenen Blutdruck einen Widerstand findet.

Marey und Chauveau suchten die Druckwerthe in den verschiedenen Herzabtheilungen zu ermitteln, indem sie zuerst in der auf S. 309 angegebenen Weise die Bewegungen der einzelnen Herzabtheilungen registrirten, dann dieselbe Vorrichtung mit einem Hg-Manometer in Verbindung setzten und nun mit diesem die nämlichen Excursionen des zeichnenden Hebels erzeugten. Sie fanden so beim Pferde die Druckkraft des linken Ventrikels = 128 Mm., diejenige des rechten Ventrikels = 25 Mm. und diejenige des rechten Vorhofs = 2,5 Mm. Hg. Die Minima des Drucks schwankten an den Kammern zwischen — 16 und + 20 Mm., am rechten Vorhof zwischen — 7 und — 15 Mm. Aehnliche Resultate hat Fick erhalten, als er nach der gleichfalls auf S. 309 angegebenen Methode direct bei Hunden den Blutdruck in den verschiedenen Herzabtheilungen bestimmte. Doch sind alle derartigen Versuche wegen der Störungen, welche die Einführung von Hohlsonden und Glasröhren im Mechanismus der Herzpumpe herbeiführt, möglicher Weise mit nicht unbeträchtlichen Fehlern behaftet*).

Die Arbeit des linken Ventrikels bei der Systole setzt sich zusammen: 1) aus derjenigen Arbeit, welche zur Fortbewegung der mit einer Geschwindigkeit v aus dem Ventrikel herausgeschleuderten Blutmasse m verwendet wird (Geschwindigkeitshöhe) und 2) aus derjenigen Arbeit, welche zur Ueberwindung des Widerstandes verbraucht wird (Druckhöhe, s. §. 69). Die letztere Grösse ergibt sich unmittelbar aus dem im Eingang des Arteriensystems gefundenen Seitendruck des Blutes. Ist dieser Druck, in einer Blutsäule ausgedrückt, = h, und ist p das Gewicht des während der Systole aus dem Herzen

*) Marey, physiologie médicale de la circulation, 1863. Fick, Verh. der phys.-med. Ges. zu Würzburg. R. F. III. Bd. IV.

geschleuderten Blutes, so ist die zur Ueberwindung von Widerstand verbrauchte Arbeit = p h, demnach die ganze bei der Systole geleistete Arbeit = $\frac{1}{2}$ m v^2 + p h oder, wenn man $\frac{p}{g}$ (g die Beschleunigung durch die Schwere) für m setzt, = $p\left(\frac{v^2}{2g} + h\right)$. Nun ist p nach Volkmann etwa = 0,180 Kgr., h = 2 Meter, v = 0,5 M. (Chauveau), demnach die während der Systole geleistete Arbeit = 0,352 Kgr.-Meter *).

Brücke hat, eine schon vor langer Zeit von Thebesius aufgestellte Hypothese erneuernd, angenommen, beim Austritt des Blutes in die grossen Arterien würden in der Regel die Mündungen der das Herz mit Blut versorgenden Coronararterien durch das Anlegen der Semilunarklappen an die Aortenwand verdeckt, so dass in diese Arterien nicht während der Systole sondern während der Diastole Blut einströme, eine Einrichtung, deren Bedeutung für die Mechanik des Herzens darin liege, dass die Bluterfüllung desselben seiner Contraction einen Widerstand entgegensetzen würde. Es ist gegen diese Hypothese zunächst von Hyrtl u. A. geltend gemacht worden, dass die Klappenzipfel in vielen, ja den meisten Fällen nicht bis zu den Arterienöffnungen heraufreichen. Sodann hat Rüdinger gezeigt, dass, wie dies auch schon in älterer Zeit Hamberger angenommen, sich die Semilunarklappen bei der Systole nicht völlig an die Aortenwand anlegen, also die Mündungen der Coronararterien nie wirklich verschliessen können. Endlich hat Ceradini auf die elastische Verlängerung der grossen Arterienstämme während der Systole hingewiesen, welche Verlängerung schon vor Eintritt der Diastole wieder nachlässt. Dadurch wird aber bedingt, dass, während in dem axialen Theil des Gefässrohrs die systolische Strömung noch andauert, in der Wandschichte eine rückläufige Bewegung eintritt, durch welche die Semilunarklappen geschlossen werden, ehe noch die eigentliche Diastole beginnt. In diesem Mechanismus, welcher eine rückläufige Bewegung in den grossen Arterien während der Diastole verhütet, nicht in der von Brücke angenommenen »Selbststeuerung des Herzens«, findet wohl die besondere Einrichtung der halbmondförmigen Klappen ihre Erklärung **).

§. 71. Bewegung des Blutes unter dem Einfluss der Herzkraft.

Jeder Ventrikel wirft bei seiner Systole eine Quantität Blut in die Arterien, und jeder Vorhof nimmt während der Dauer eines Herzschlags die gleiche Quantität Blut aus den Venen auf. Während aber die Ventrikelcontraction eine positive Welle in den Arterien erzeugt, die sich bis an die Grenzen des Capillarsystems fortpflanzt, bedingen Systole und Diastole der Vorhöfe nur äusserst geringe, in der Regel schon an den grossen Venenstämmen nicht mehr nachweisbare Druckschwankungen. Dagegen besteht an der Einmündungsstelle der Venen in das Herz ein constanter

---

*) Monoyer, applications des sciences physiques aux theories de la circulation, 1863.

**) Brücke, über den Verschluss der Kranzschlagadern, 1855. Hyrtl, die Selbststeuerung des Herzens, 1855. Rüdinger, zur Mechanik der Aortenklappen, 1857. Ceradini, der Mechanismus der halbmondförmigen Klappen, 1872.

negativer Druck, der vielleicht durch die plötzliche Erweiterung des Strombetts an dieser Stelle bedingt ist, und durch den eine dauernde Saugkraft auf das Venenblut ausgeübt werden muss. Ausgebildete Ventile besitzt desshalb auch die Herzpumpe nur an den beiden Mündungen eines jeden Ventrikels. Indem der Schluss der Semilunarklappen das Zurückstürzen des Arterienblutes in's Herz bei der Diastole, der Schluss der Zipfelklappen das Einstürzen des Ventrikelblutes in die Venen bei der Systole verhindert, erhält die Arterienwelle ihre constante Richtung, bleibt das Blut in den Arterien fortwährend unter einem beträchtlichen positiven Druck und erfährt das continuirliche Einfliessen des Venenblutes in das Herz keine Störung. Darauf dass auch die Vorhofscontractionen vermöge ihres Verlaufs von der Veneneinmündung nach der Ventrikelbasis nur ein Minimum solcher Störung bewirken können, haben wir oben (S. 312) schon hingewiesen. Vermöge dieses ganzen Verhältnisses der Herzpumpe zu dem Gefässsystem muss, nach den vorhin erörterten Principien der Flüssigkeitsbewegung in einem System elastischer Röhren, an der Einmündungsstelle der Ventrikel in die grossen Arterien ein intermittirender, in den übrigen Arterien ein remittirender Strom entstehen, der mit der Annäherung an das Capillarsystem, mit dem Schwächerwerden der Arterienwelle mehr und mehr einem continuirlichen Strome nahe kommt und in den Capillaren wirklich in einen solchen übergeht. In den Venen erhält sich der continuirliche Strom bis zur Einmündungsstelle in das Herz, und die an der letzteren vorkommenden minimalen Druck- und Geschwindigkeitsschwankungen sind für die Mechanik des Kreislaufs jedenfalls ohne wesentliche Bedeutung. Wenn nun auf zwei Punkten eines Röhrensystems Druckunterschiede stattfinden, so entsteht, wie wir gesehen haben, ein Flüssigkeitsstrom von dem Punkte höheren zu dem Punkte niedrigeren Drucks, so lange bis die Druckunterschiede ausgeglichen sind. In jedem der beiden Kreislaufsysteme besteht ein solcher Druckunterschied, indem das Blut in den Arterien unter einem bedeutenden positiven Druck, das Blut an den Ausmündungsstellen der Venen aber unter einem schwachen negativen Druck sich befindet. Es muss daher ein ausgleichender Flüssigkeitsstrom von den Arterien nach den Venen entstehen. Denken wir uns nach einer einmaligen Ventrikelcontraction die Herzpumpe still stehen, so würden nach einiger Zeit die Druckunterschiede ausgeglichen sein, das Blut würde zur Ruhe kommen. Nun wiederholen sich aber die Herzcontractionen in regelmässiger Folge, so dass einerseits der continuirliche Abfluss des Venenblutes nie eine Unterbrechung erfährt, hier also der annähernd constante negative Druck immer erhalten bleibt, anderseits aber in den grossen Arterien fortwährend positive Druckschwankungen neu erzeugt werden, und zwar Druckschwankungen von solcher Grösse, dass die von ihnen hervorgerufene Schlauchwelle jeweils bis in die kleinen Arterien hineinreicht. Die mechanische Eigenthümlichkeit des circulatorischen Apparats besteht sonach darin, dass das Herz eine Druckpumpe darstellt, welche durch die Druckunter-

schiede, die sie bei ihrer Arbeit erzeugt, einen in sie zurückmündenden Strom unterhält. Dass das Herz der höheren Thiere sich zu einer doppelten Pumpe gestaltet, welche zwei an ihren Ausflussöffnungen mit einander communicirende Röhrensysteme, das grosse und kleine Kreislaufsystem, mit Flüssigkeit speist, ist eine physiologische Vervollkommnung, die das Wesen der Mechanik des Kreislaufs nicht berührt.

Für die nähere Zergliederung der Blutbewegung lassen sich folgende Haupterscheinungen auseinanderhalten: 1) der auf den einzelnen Punkten der Strombahn vorhandene Blutdruck, dessen Verschiedenheiten die wesentliche Ursache der ganzen Bewegung darstellen, 2) die durch die Druckunterschiede bewirkte Strömungsgeschwindigkeit, und 3) der Verlauf der durch die Remissionen des Drucks am Anfang des Systems, in den Arterien, erzeugten Schlauchwelle oder der Pulswelle der Arterien. Alle diese von der Herzaction abhängigen Erscheinungen stehen gleichzeitig unter dem Einfluss anderer, ausserhalb des Kreislaufs gelegener Bedingungen, namentlich der Athembewegungen. Der Einfachheit der Betrachtung wegen werden wir vorläufig von den letzteren abstrahiren, um sie im nächsten § gesondert zu untersuchen.

1) Blutdruck. An den grossen Gefässen, namentlich den Arterien, unterscheidet man den Mitteldruck des Blutes von den durch Systole und Diastole des Herzens hervorgebrachten Druckschwankungen. In den Capillaren und meist auch in den Venen, wo der Blutstrom ein gleichmässiger ist, kommt unmittelbar nur der Mitteldruck zur Beobachtung. Dieser letztere ist in den grossen Arterien des Menschen (nach Beobachtungen an Amputirten) zu 120 bis 110 Mm. Quecksilber (Faivre) gefunden worden, beim Pferde schwankt er zwischen 320 und 110, beim Hunde zwischen 190 und 170, beim Kaninchen zwischen 90 und 50 Millim. Hg. (Ludwig). In der Vena anonyma sinistra des Schaafes und ihren Hauptästen (Jugularis sin., Subclavia) fand Jacobson einen negativen Mitteldruck von 0,1 bis 0,6, dieser geht jedoch schon in den grösseren Venen in einen positiven Druck über: der letztere betrug z. B. in der Ven. brachialis 4,1, in der Ven. Cruralis 11,4, auch die Jugularis dextra zeigte einen positiven Druck (+ 0,2). In der Lungenarterie bestimmten Ludwig und Beutner den mittleren Druck bei Kaninchen zu 22, bei Katzen zu 17, bei Hunden zu 29 Millim., Fick und Badoud fanden ihn etwas grösser, immerhin aber beträchtlich kleiner als in der Carotis, z. B. bei Hunden 60 Mm., wenn er hier 111 betrug. Der Druck in den kleineren Arterien und Venen sowie in den Capillaren hat bis jetzt noch nicht ermittelt werden können. Aus der unten (2) zu bestimmenden Blutgeschwindigkeit in den Arterien und im Capillarsystem lässt sich aber, unter Anwendung der in §. 69 (S. 302) gefundenen Beziehung zwischen Geschwindigkeit und Druck, entnehmen, dass der letztere vom Herzen bis zu den kleinen Arterien nur etwa im Verhältniss von 1,2 : 1 sich ändert, während er nach

den obigen Bestimmungen von hier an bis zu den grossen Venen etwa im Verhältniss von 20 : 1 sinkt.

Die zeitlichen Schwankungen des Blutdrucks in den Arterien bei Systole und Diastole des Herzens hängen wesentlich ab von der Frequenz und Intensität der Herzcontractionen. Wenn die Herzbewegungen langsam auf einander folgen und energisch sind, so unterscheiden sich Maximum und Minimum des Drucks sehr beträchtlich von dem Mitteldruck. Die Spannungen in einer grösseren Arterie haben dann den in Fig. 56 gezeichneten Verlauf, in welcher die Ordinate Ay den mittleren Druck, Ay' das diastolische Minimum und Ay'' das systolische Maximum des Drucks bezeichnet. Zugleich rückt, je seltener die Herzschläge werden, der Punkt, wo die Druckschwankungen einem constanten Druck Platz machen, um so weiter hinaus. Bei der grössten Verminderung der Herzschläge bewegt sich daher das Blut sogar in den Capillaren und Venen pulsirend. Den umgekehrten Erfolg hat eine sehr erhöhte Frequenz der Herzbewegungen. Durch diese bekommen die Spannungen in einer grösseren Arterie den in Fig. 56 mit punktirten Linien angedeuteten Verlauf. Maximum und Minimum des Drucks weichen nur wenig von dem mittleren Druck ab. Dieser Mitteldruck selber ist aber in der Regel beträchtlicher als der durch seltenere Herzbewegungen erzeugte Mitteldruck. Ebenso tritt hier schon näher dem Herzen der Punkt auf, wo die Spannung constant wird.

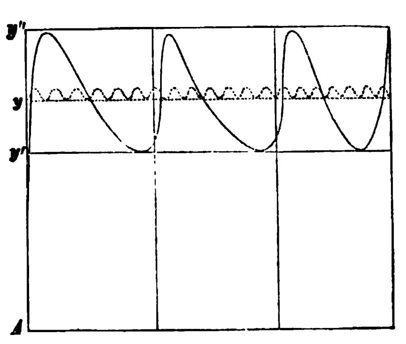


Fig. 56. Von den Herzbewegungen abhängige Schwankungen des arteriellen Blutdrucks.

Man besitzt, wie wir sehen werden, in der Innervation des Vagus ein Mittel, um die beiden hier dargestellten Extreme der Druckschwankung hervorzubringen. Mässige Reizung des Vagus gibt die stärkeren und langsameren Schwankungen mit dem geringeren Mitteldruck, der Durchschneidung dieses Nerven folgen die schwächeren und rascheren Schwankungen mit dem grösseren Mitteldruck. Wenn aber der Mitteldruck in dem arteriellen System steigt, so muss er gleichzeitig im venösen System sinken und umgekehrt, da der gesammte Druck, den das Blut im ganzen Gefässsystem ausübt, sich nicht ändern kann, so lange die Blutmenge dieselbe bleibt, da also in einer gegebenen Zeit ebenso viel Blut aus den Venen ausfliessen muss, als in derselben Zeit in die Arterien einfliesst. So fand Brunner den mittleren Druck in der Carotis nach Durchschneidung der beiden nervi vagi gleich 122,4 Millim. und an der Jugularis gleich 1 bis 1,9 Mm., bei Erregung des Nerven sank dann der Druck in der Arterie auf 13,3 Mm., in der Vene stieg er auf 3,8 Mm. Wurde die Erregung

des Vagus bis zum Herzstillstand gesteigert, so trat mit dem Aufhören der Blutbewegung im ganzen Gefässsystem ein gleichmässiger Druck ein, der 10,4—15,2 Mm. Hg betrug und im Moment des Todes (durch Transsudation des Blutwassers und Verengerung der Arterien) rasch noch weiter auf 5—6 Mm. sank. Ist durch die Verminderung der Flüssigkeit im Gefässsystem in Folge von Aderlass u. dergl. der Druck gesunken, so kann er durch Injection grösserer Blutmengen rasch wieder verstärkt werden. Doch erreicht man hier im allgemeinen schon bei denjenigen Werthen, die dem normalen Mitteldruck entsprechen, eine nicht weiter zu überschreitende Grenze, wahrscheinlich weil eine fernere Druckvermehrung alsbald durch rasche Transsudation sich ausgleicht (Worm Müller).

Darauf dass das wesentliche Moment für die Bewegung des Blutes aus den Arterien in die Venen nicht, wie man früher geglaubt hatte, der von der Herzkraft direct ausgeübte Stoss, sondern der durch diesen Stoss erzeugte Druckunterschied sei, der nach hydrostatischen Gesetzen sich ausgleichen muss, hat zuerst E. H. Weber hingewiesen. Arterien- und Venensystem verhalten

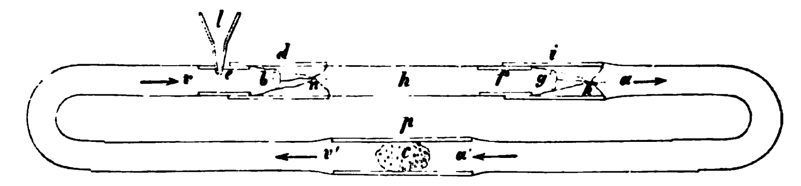


Fig. 57. Schema des Kreislaufs nach E. H. Weber.

sich hiernach wie zwei communicirende Gefässe. Die Druckzunahme in den Arterien bei der Systole entspricht dem Eingiessen eines neuen Flüssigkeitsquantums in das erste Gefäss, dem alsbald ein Abfluss in das zweite Gefäss folgen muss. Denken wir uns, aus diesem ergösse sich alle zugeführte Flüssigkeit wieder in das erste zurück, so würde diese Vorrichtung im wesentlichen dem Apparat des Kreislaufs entsprechen. Die Function der Herzklappen hat Weber durch das folgende Schema (Fig. 57) versinnlicht. Er nimmt zwei Dünndarmstücke aa', vv' von gleicher Grösse, deren Enden bei a' und v' über eine Glasröhre p und bei a und v über zwei andere Glas- oder Holzröhren e und i gebunden sind; e ist in das Röhrenstück d eingeschoben, und in i ist das Röhrenstück f eingeschoben, f und d stehen durch ein kleineres Dünndarmstück h in Verbindung. In den Röhren d und i befinden sich aus Darmhaut gebildete röhrenförmige Ventile (b, g), die durch angebundene Fäden (n, k) so befestigt sind, dass beide bloss nach einer Richtung, nämlich das Ventil b nach v hin und das Ventil g nach h hin geschlossen werden können. In der Röhre e befindet sich der Trichter l zum Eingiessen der Flüssigkeit. Das Röhrenstück h stellt nun den einfachen Ventrikel, das Stück aa' die arterielle, das Stück vv' die venöse Blutbahn vor; in p befindet sich ein Schwamm c, der die capillare Blutbahn bezeichnet. Das Ventil b entspricht den venösen oder Zipfelklappen, das Ventil g den arteriellen oder Semilunarklappen. Ein auf h ausgeübter Druck öffnet das Ventil g, während er b schliesst, und erzeugt eine

positive Welle, die durch a sich bis v fortpflanzt. Beim Nachlassen des Drucks schliesst sich g, während b in Folge der in h verminderten Flüssigkeitsmenge sich öffnet; es entsteht so eine negative Welle, die durch v sich bis a fortpflanzt. Diese Vorrichtung ist besonders auch zur Beobachtung der positiven und negativen Wellen geeignet. Sie entspricht aber nicht vollständig dem Kreislaufsystem. Denn in diesem werden nicht, wie man früher allerdings angenommen hatte und zuweilen noch dargestellt findet, an der Einmündungsstelle der Venen durch eine saugende Wirkung des Vorhofs bei seiner Diastole negative Wellen erregt; wäre dies der Fall, so müsste über die Venen eine negative Welle, ähnlich wie über die Arterien eine positive, sich fortpflanzen. An dem Weber'schen Schema ist dies in der That so, nicht aber im Gefässsystem, wo, wie wir oben bemerkt haben, selbst in den grössten Venen der Druck ein constanter ist. Wie Jacobson vermuthet, wird hier der Druck schliesslich wegen der bedeutenden Vergrösserung des Querschnitts bei der Einmündung in den Vorhof negativ, ähnlich wie z. B. ein conisch divergirendes Ansatzrohr an der

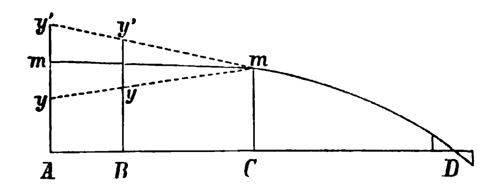


Fig. 58. Veränderungen des Mitteldrucks in der Blutbahn.

Ausflussöffnung eines Gefässes den Druck negativ macht. Die gesammten Verhältnisse des Blutdrucks können wir hiernach durch die Fig. 58 graphisch versinnlichen. Ist A eine dem Herzen nahe gelegene Stelle der Arterienbahn, so wechselt der Druck zwischen einem Maximum Ay' und einem Minimum Ay, an der ferneren Stelle B ist die Schwankung geringer (zwischen By' und By), und bei C, an der Grenze des Capillarsystems, hört sie ganz auf. Die Linie mm, welche den mittleren Druck bezeichnet, verläuft bis C nahehin der Abscissenlinie parallel, von hier an neigt sie sich stärker gegen dieselbe und geht endlich bei D, am Ende des Venensystems, auf die entgegengesetzte Seite der Abscissen: es entstehen negative Druckwerthe.

Nachdem schon früher Hales den Druck des Blutes in den grösseren Gefässstämmen mittelst einer senkrecht zur Axe eingeführten Glasröhre zu messen versucht hatte, wurden von Poiseuille solche Versuche umfangreicher und nach genauerer Methode angestellt. Noch jetzt benützt man zur Messung des Drucks in den Arterien oder Venen das Poiseuille'sche Hämodynamometer. Dasselbe ist ein mit Quecksilber gefülltes Manometer (Fig. 59), dessen einer Schenkel (bei l) mit einem Bleirohr verbunden ist, das an seinem freien Ende eine T-förmige Canüle trägt, deren horizontaler Schenkel in das Blutgefäss eingebunden wird. Für kleinere Gefässe wendet man zweckmässig statt der T-förmigen eine einfache (endständige) Canüle an, welche man in das gegen das Herz gekehrte Ende des Gefässes einfügt. Die Bleiröhre wird bis zum Quecksilber des Manometers mit einer Lösung von kohlensaurem Natron von 1,083 spec. Gewicht (zur Verhinderung der Blutgerinnung) gefüllt.

Zur leichteren Verfolgung der zeitlichen Druckveränderungen bedient man sich des Kymographions (Wellenzeichners) von Ludwig. Dasselbe besteht aus einem Messingcylinder c, der durch ein mit einem Rotationspendel p (oder

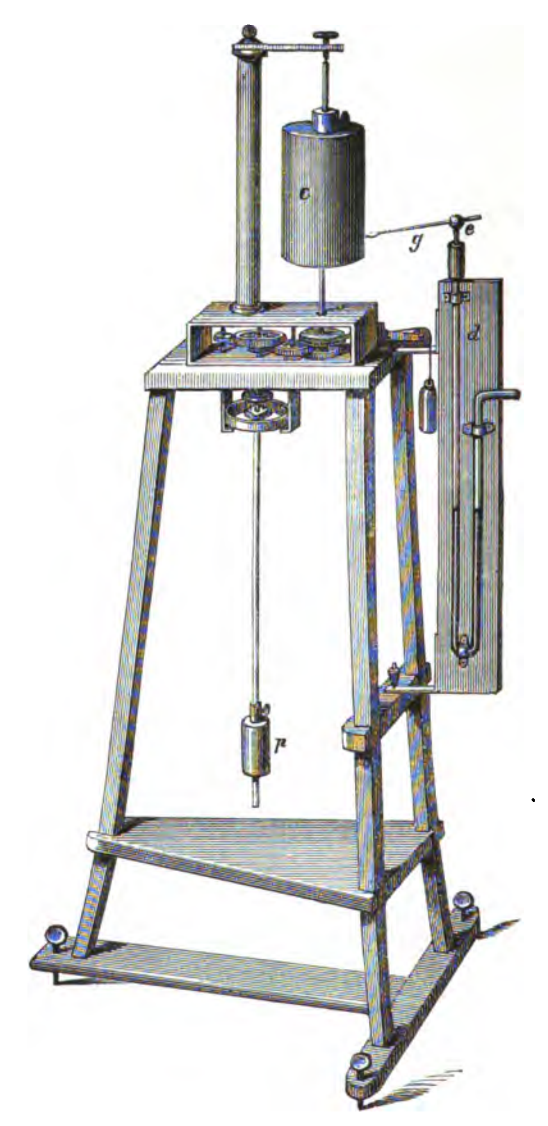


Fig. 59. Ludwig's Kymographion.

statt dessen auch mit Windflügeln) versehenes Uhrwerk mit gleichförmiger Geschwindigkeit um seine Axe bewegt wird. Das an das Gestell des Kymographions festgeschraubte Hämodynamometer zeichnet mittelst eines auf dem Quecksilber der Manometerröhre d sich bewegenden leichten Stäbchens e, das oben eine Glasfeder

g trägt, die Druckschwankungen auf ein über den Cylinder gespanntes Papier. Um die Curven längere Zeit in ununterbrochener Reihenfolge zeichnen zu können, hat man neuerdings das Instrument so abgeändert, dass durch das Uhrwerk ein endloser Papierstreif von einer Rolle auf eine andere abgewickelt wird. Nach diesem Princip sind Marey's Polygraph und Ludwig's verbessertes Kymographion construirt. Der Vorzug namentlich des letzteren Instrumentes besteht, abgesehen von der sehr langen Dauer der Versuche, die es gestattet, in der genauen Regulation der Geschwindigkeit, wobei diese zugleich in angemessener Weise nach den Versuchsbedingungen abgeändert werden kann. Eine besondere elektromagnetische Vorrichtung markirt ausserdem durch einen besonderen Schreibhebel gleichzeitig auf dem Papier die Sekunden oder auch Bruchtheile derselben. Es versteht sich von selbst, dass das in dieser Weise vervollkommnete Kymographion ausser zu hämodynamischen auch zu allen andern Zwecken dienen kann, bei denen es sich um die genaue Registrirung physikalischer Vorgänge handelt. Um eine genaue Registrirung der Blutwelle mit dem Quecksilbermanometer zu erhalten, müssen Eigenschwingungen des Quecksilbers möglichst vermieden werden. Solche entstehen dadurch, dass das Quecksilber einmal in Bewegung gesetzt gleich einem Pendel in Schwingungen geräth. Einigermassen lässt sich diesem Uebelstand dadurch begegnen, dass möglichst wenig Quecksilber in das Manometer gefüllt wird, dass man zur Verbindung des Blutgefässes mit dem Manometer eine starre Metallröhre nimmt, und vorzüglich dadurch, dass man die Uebertragung des Blutdrucks auf das Quecksilber durch einen zwischengeschobenen Widerstand, z. B. durch unvollkommenes Oeffnen des Hahns, verlangsamt; das letztere Verfahren macht es zwar unmöglich, die absoluten Werthe der Druckschwankungen zu erhalten, wohl aber erhält man die absoluten Werthe des Mitteldrucks, sowie man auch erreicht, dass die Manometerschwankungen den Schwankungen des Blutdrucks zeitlich genauer entsprechen. Zur Berechnung des Mitteldrucks misst man den Flächeninhalt der gezeichneten Curven mit dem Planimeter, oder berechnet ihn, indem man die Curven mit der Scheere ausschneidet, aus dem Gewicht des Papiers (Volkmann). Direct lässt sich der Mitteldruck messen, wenn man in der Röhre vor dem Manometer eine capillare Verengerung anbringt, welche zwar die Fortpflanzung der Druckschwankungen, nicht aber des Mitteldrucks aufhebt. Statt des Quecksilbermanometers hat Fick auch das Bourdon'sche Federmanometer angewandt. Dasselbe besteht aus einer in der Form eines Kreisabschnitts gebogenen hohlen Metallfeder, die mit Flüssigkeit gefüllt wird und an ihrem einen Ende mit dem in das Blutgefäss geführten Schlauch, an ihrem andern mit einem leichten Hebelapparat in Verbindung steht, der die Bewegungen der Feder auf den Kymographioncylinder aufzeichnet. Da eine solche Feder mit jeder Zunahme des Drucks in ihrem Innern sich gerader zu strecken sucht, so verzeichnet dieselbe ebenso wie das Quecksilbermanometer die Druckschwankungen, ist aber Eigenschwingungen in geringerem Grade ausgesetzt; die Druckwerthe, welche bestimmten Formänderungen der Feder entsprechen, müssen hier zuvor ermittelt werden, indem man dieselbe mit einem Hg-Manometer in Verbindung setzt und die den einzelnen Hg-Höhen correspondirenden Excursionen der Feder notirt. Eine eingehende Darstellung aller hier erwähnten hämodynamischen Apparate und Versuchsmethoden findet man in E. Cyon's unten citirter Methodik.

Neben den Druckschwankungen, welche von den Herzbewegungen her-

rühren, gehen stets die ausgiebigeren Druckschwankungen einher, welche durch die Athembewegungen bedingt sind, und welche, wie wir sehen werden, ihrerseits auf die Herzbewegungen influiren (§. 72). Um bei den hämodynamischen Versuchen diesen Einfluss der Athembewegungen möglichst zu eliminiren, vergiftet man nach Traube's Vorgang die Thiere mit Curare und leitet dann die künstliche Respiration ein (§. 77). Das Curare lähmt nämlich die Respirationsmuskeln wie alle willkürlichen Muskeln, lässt aber in mässigen Dosen die Herz- und Gefässnerven unversehrt. Zwar ist die künstliche Athmung von ähnlichen Druckschwankungen begleitet wie die natürliche, aber die Frequenz und Intensität der Athembewegungen lassen sich hierbei constant erhalten, was bei den einem sehr verwickelten Nerveneinfluss unterworfenen natürlichen Athembewegungen nicht der Fall ist. Unterbricht man die künstliche Athmung auf kurze Zeit, so verzeichnet der Schreibstift des Kymographions einige von den Athembewegungen nicht beeinflusste Druckcurven. Nur für diesen Fall erhält man daher die letzteren auf horizontaler Abscissenlinie, wie sie die Fig. 56 S. 317 darstellt. Aber sehr schnell machen sich dann andere, von der Suspension der Athmung herrührende Druckveränderungen geltend, welche wir im nächsten Paragraphen kennen lernen werden. In den Capillargefässen und den kleineren Venen sind im allgemeinen weder die von den Herzbewegungen noch die von den Athembewegungen herrührenden Druckschwankungen zu bemerken, wie sich ohne weiteres aus der gleichförmigen Strömung des Blutes in diesen Theilen der Blutbahn erschliessen lässt. Eine directe Messung des Drucks ist selbstverständlich schon an den kleineren Arterien und Venen schwierig und in dem Capillarsystem ganz unmöglich. Doch hat N. v. Kries den Blutdruck in den Capillaren der Haut auf indirectem Wege zu schätzen gesucht, indem er auf die Haut des letzten Fingergliedes Glasplättchen auflegte und dieselben so lange belastete, bis ein Erblassen der Haut eintrat. Er nahm an, dass dies dem Verschluss der oberflächlichsten Capillaren entspreche, deren Spannung somit durch das auf die Flächeneinheit bezogene Gewicht gemessen werden könne. Er fand so in der Norm (wo die Hand etwa 490 Mm. unter dem Scheitel der Versuchsperson liegt) den Capillardruck der Fingerhaut = 513 Mm. Wasser (38,7 Quecksilber). Je tiefer aber die Hand liegt, um so grösser wird der Capillardruck; durch Compression der Venen kann derselbe auf das drei- bis vierfache seiner normalen Grösse gesteigert werden *).

2) Stromgeschwindigkeit des Blutes. Die Geschwindigkeit des Blutstroms ist nach den in §. 69 entwickelten hydraulischen Gesetzen erstens von dem Druckunterschied am Anfang und Ende der Gefässbahn und zweitens von dem im Verlauf derselben zu überwindenden Widerständen abhängig. Entsprechend den Veränderungen des Gesammtquerschnitts der Blutbahn nimmt die Geschwindigkeit in den Arterien gegen die Capillaren hin ab; in diesen ist sie am geringsten. In den Venen

*) Poiseuille, journal de la physiol. de Magendie, 1829. Ludwig, Müller's Archiv. 1847. E. H. Weber, Verhandl. der sächs. Ges. 1850. Volkmann, Hämodynamik. Fick, med. Physik, 2. Aufl. p. 128. Marey, du mouvement dans les fonctions de la vie, 1868. E. Cyon, Methodik der physiologischen Experimente und Vivisectionen. Mit Atlas. 1876. N. v. Kries, Berichte aus Ludwig's Laboratorium, 1875.

nimmt sie zu, erreicht jedoch, da die Venenstämme einen etwas grösseren Querschnitt als die Arterienstämme besitzen, nicht ganz ihren anfänglichen Werth. Von der absoluten Grösse des Drucks ist die Stromgeschwindigkeit unabhängig, aber sie wächst mit der Zunahme der Druckunterschiede. Die Beschleunigung der Herzschläge in Folge von Vagusdurchschneidung erhöht daher die Blutgeschwindigkeit nicht, sondern setzt sie herab, da die Beschleunigung der Herzschläge nur eine Vergrösserung des Mitteldrucks, nicht der Druckunterschiede herbeiführt, welche letzteren im Gegentheil abnehmen (Lenz).

Bei den verschiedenen Säugethieren variirt die Blutgeschwindigkeit nur unerheblich, und es besitzen desshalb die an Thieren gewonnenen Resultate ohne Zweifel auch für den Menschen annähernde Gültigkeit. In der Carotis des Hundes fand Volkmann sie im Mittel = 300 Mm. in der Secunde, und er schätzt sie hiernach in der Aorta auf 400 Mm. In der arteria cruralis war sie schon auf 160 Mm., in der art. metatarsi des Pferdes sogar auf 56 Mm. gesunken. Ueber die Blutgeschwindigkeit in den Venen liegen nur wenige Messungen vor. Volkmann fand sie in der vena jugularis des Hundes im Mittel = 225 Mm. Die Blutgeschwindigkeit in den Capillaren wurde von Vierordt in der Retina des Menschen zu 0,75 Mm., von E. H. Weber im Schwanz der Froschlarve zu 0,57 Mm. in der Sec. bestimmt.

Die Geschwindigkeit des Blutstroms in den Arterien hat ihr Maximum zur Zeit der Systole, ihr Minimum zur Zeit der Diastole. Nach den Versuchen Vierordt's beträgt der systolische Zuwachs in den grossen Arterienstämmen ungefähr $^1/_4$ bis $^1/_2$ der bei der Diastole bestehenden Geschwindigkeit. Die mit den Respirationsbewegungen verbundenen Geschwindigkeitsschwankungen in den grossen Venen sind, wie sich aus den Druckschwankungen schliessen lässt, jedenfalls sehr gering; Messungen hierüber sind noch nicht angestellt.

Die Dauer des ganzen Kreislaufs, d. h. die Zeit, welche verfliesst, bis das aus einer Herzkammer ausströmende Blut wieder in dieselbe Herzkammer zurückkehrt, ist ausser von der Blutgeschwindigkeit abhängig von der Länge des ganzen Gefässsystems. Sie ist daher im Allgemeinen bei grösseren Individuen und grösseren Thierarten eine beträchtlichere. Aber die Kreislaufsdauer der grösseren Thiere ist auch relativ, im Verhältniss zum Körpergewicht, eine bedeutendere. So ist nach Vierordt die Kreislaufszeit beim Pferde 31,5, beim Menschen 23,1, beim Hunde 16,7, beim Kaninchen 7,4 Sec., und es erhält daher 1 Kilogr. Körpermasse nach ungefährer Schätzung beim Pferde 152, beim Menschen 207, beim Hunde 202, beim Kaninchen 592 Grm. Blut in 1 Minute. Dies erklärt sich daraus, dass die Dauer des Kreislaufs von der Grösse der Herzarbeit abhängt, welche die Druckunterschiede hervorbringt; diese ist aber bei kleineren Thieren relativ grösser, wie sich an der grösseren Pulzfrequenz derselben zu erkennen gibt. Bei allen Säugethiereren kommen ungefähr gleichviel

(26—28) Herzschläge auf die Zeitdauer eines Kreislaufs. Nur eine Vergrösserung der Pulszahl beim nämlichen Thier setzt, entsprechend den von Lenz für die Veränderung der Blutgeschwindigkeit erhaltenen Resultaten, auch die Dauer des Blutstroms meist nicht herab, sondern verlängert sie (Hering).

Die Methoden zur Ermittelung der Blutgeschwindigkeit lassen sich in folgende drei Kategorieen bringen: 1) Die mittlere Querschnittsgeschwindigkeit wurde von Volkmann an den grösseren Gefässen mittelst seines Hämodromometers gemessen. Dasselbe besteht im Wesentlichen aus einem U-förmig gebogenen mit einer Längentheilung versehenen Glasrohr, das mit Sodalösung gefüllt wird, und dessen beide mit Hahnen versehene Enden in die Durchschnittsenden eines Gefässes gebunden werden; man misst die Geschwindigkeit, mit der die Grenzlinie zwischen Blut und Wasser in dem Rohr fortschreitet. Die so erhaltenen Werthe sind jedenfalls etwas zu gering, da das Einsetzen des Instrumentes den Widerstand in der Blutbahn vergrössert. Neuerlich hat Ludwig zum selben Zweck eine Stromuhr angewandt (Fig. 60). Dieselbe besteht in einem aufrecht stehenden Glasheber, dessen beide Schenkel kugelartig aufgeblasen sind, und der in den Verlauf einer Arterie eingeschaltet wird. Der dem Herzen zugewendete Heberschenkel C ist mit gereinigtem Olivenöl, der nach den Capillaren gerichtete B mit defibrinirtem Blute gefüllt. Lässt man nach geschehener Einschaltung den Blutstrom in das Instrument treten, so drängt das vom Herzen kommende Blut das Oel in den andern Schenkel, und der blutige Inhalt des letztern fliesst nach den Capillaren hin ab. Wenn der Rauminhalt der Kugel C bis zur Marke M bekannt ist, so kann man aus der Zeit, welche zur Verdrängung des Oels nothwendig war, leicht die Blutmenge bestimmen, welche in der Zeiteinheit durch die Arterie geht. Bei D befindet sich eine Drehscheibe, welche es möglich macht den Versuch zu wiederholen, indem man durch Drehung des Glashebers die Stellung der Kugeln B und C vertauscht. Der Widerstand, welchen die Einführung dieses Apparates verursacht, beträgt nicht mehr als etwa 2 Proc. Druckunterschied diesseits der ersten und jenseits der zweiten Kugel.

Die Blutgeschwindigkeit in den Capillaren hat E. H. Weber durch mikroskopische Messung ermittelt, indem er die Zeit bestimmte, in welcher ein Blutkörperchen die gegebene Länge eines Mikrometermasses zurücklegte. Dabei kann das Blutkörperchen nur eine kurze Strecke verfolgt werden, innerhalb deren sich im Allgemeinen die Querschnittsgeschwindigkeit nicht ändert. Mit genügender Sicherheit ist jedoch diese Methode nur an den durchsichtigen Theilen kaltblütiger Thiere (wie an der Schwimmhaut oder dem Mesenterium des Frosches, am Schwanz der Froschlarve) anwendbar, da bei warmblütigen Thieren der zur Blosslegung durchsichtiger Theile nothwendige Eingriff die Circulation stört. Zur Messung der Blutgeschwindigkeit in den Capillaren der Retina benützt Vierordt die auf einen Milchglasschirm projicirte Gefässfigur d. h. die entoptische Wahrnehmung der Retinagefässe des eigenen Auges (s. die Physiologie des Gesichtssinns). Bei der mikroskopischen Beobachtung der Circulation in den kleinsten Arterien und Venen und in den Capillaren überzeugt man sich zugleich von der Verschiedenheit der Geschwindigkeit auf den verschiedenen Punkten des Querschnitts. Diese scheint im Blute noch beträchtlicher zu sein, als in einer Flüssigkeit, die keine körperlichen Elemente führt, da die an der Wand

adhärirenden Elemente selbst als Widerstand auf die Bewegung wirken. In den kleinsten Arterien nehmen regelmässig die rothen Blutkörperchen die Axe des Gefässes ein, dicht an der Wandung bewegt sich ein langsamerer Strom von Plasma und Lymphkörperchen. Nur wenn der Strom sich sehr verlangsamt, wird der centrale rothe Faden breiter, und es mischen sich endlich auch rothe Körperchen mit der Wandschichte; in den Venen ist der centrale Faden, wegen der in ihnen vorhandenen geringeren Geschwindigkeit, immer breiter als in den gleich grossen Arterien. In den Capillaren sind Blut- und Lymphkörper im mittleren Theil des Stroms gemischt, und an der Wand bewegt sich ein farbloser Strom reinen Plasmas. Die Ursache dieser Erscheinungen liegt darin, dass das Plasma die grösste Adhäsion besitzt, die zähe Substanz der Lymphkörper aber leicht an der Wand kleben bleibt.

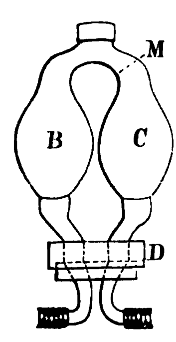


Fig. 60. Ludwig's Stromuhr.

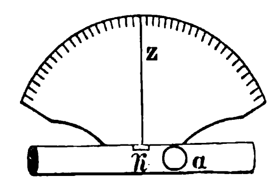


Fig. 61. Hämotachometer nach Chauveau.

2) Die Veränderungen der mittleren Querschnittsgeschwindigkeit mit den Herzbewegungen ermittelte Vierordt durch ein Strompendel (Tachometer), das von Chauveau und Lortet modificirt worden ist. Dasselbe besteht aus einem Rohr, welches in die durchschnittenen Enden der Arterie eingebunden wird. In dasselbe ragt ein durch eine Kautschuckplatte k gestecktes Pendel, das durch den Blutstrom in Bewegung gesetzt wird und seine Bewegung nach aussen auf einen Zeiger z überträgt. Da die auf das Pendel ausgeübte Kraft mit der Geschwindigkeit des Stroms wächst, so kann nach dem Ausschlag des Zeigers die augenblickliche Geschwindigkeit an einer Scale bestimmt werden. Aus den Veränderungen des Ausschlags bei Systole und Diastole ergeben sich die Geschwindigkeitsschwankungen. Bei a ist senkrecht zum ersten ein zweites durch einen Hahn verschliessbares Rohr aufgesetzt, welches durch einen mit Sodalösung gefüllten Kautschukschlauch mit dem Hämodynamometer in Verbindung gebracht werden kann, um gleichzeitig den Blutdruck zu messen. Die Bewegungen des Zeigers z kann man, statt sie an der Scale abzulesen, neben den Druckschwankungen auf eine durch ein Uhrwerk vorbeibewegte Papierfläche aufzeichnen lassen. Um den Apparat zu graduiren, setzt man ihn mit einer Vorrichtung, in welcher durch ein Druckgefäss constante Geschwindigkeiten hervorgebracht werden können, in Verbindung und ermittelt die den einzelnen Geschwindigkeiten entsprechenden Ausschläge.

Einer andern Methode, bei welcher zugleich der Blutwechsel in einem grösseren Gefässbezirke bestimmt wird, hat sich zuerst Fick und dann in neuester Zeit in einer bedeutend vervollkommneten Weise Mosso bedient. Dessen Plethysmograph (Messer der Blutfülle) ist ein grosser Glascylinder, welcher am einen Ende durch einen luftdichten Kautschukverschluss den betreffenden Körpertheil, z. B. den Arm, umfängt, und am andern Ende mittelst einer Röhre mit einer Vorrichtung in Verbindung steht, an welcher die Volumänderungen des Arms gemessen werden können. Letzteres geschieht dadurch, dass der den Arm umschliessende Glascylinder mit lauem Wasser gefüllt ist, das nun bei jeder Volumzunahme des Armes in die Röhre getrieben und bei jeder Volumabnahme aus ihr aufgesaugt wird. Diese Bewegungen des Wassers können auf eine manometrische Vorrichtung übertragen und so am Kymographioncylinder aufgezeichnet werden. Mosso konnte mittelst dieser Vorrichtung ausser den regelmässig den Puls, die Athembewegung begleitenden Blutschwankungen auch unregelmässige und meist länger dauernde nachweisen, welche von den sonstigen Zuständen des Gesammtorganismus abhängig waren. So bewirkte z. B. die Gehirnthätigkeit beim Lösen einer Rechnungsaufgabe oder ein plötzlicher Schreck eine Volumabnahme des Arms; eine ebensolche erfolgte beim Einschlafen. Im letzteren Fall konnte auch v. Basch eine peripherische Volumabnahme bestätigen, der in den andern Fällen, bei Gehirnthätigkeit u. dergl., keine constanten Resultate erhielt. Mosso ist geneigt jede Volumabnahme der peripherischen Körpertheile auf einen vergrösserten Blutzufluss nach dem Gehirn zu beziehen und umgekehrt. Aber v. Basch hat mit Recht darauf hingewiesen, dass das Stromgebiet der Abdominalvenen viel wahrscheinlicher als dasjenige angesehen werde, welches jeweils die von den äusseren Theilen zurückströmenden Blutmassen aufnimmt. In der That fand er, dass auch die durch Muskelaction erzeugte Bauchpresse eine Vermehrung des Armvolums herbeiführt, und dass alle Bedingungen, welche den Druck im Aortensystem steigern, den nämlichen Erfolg haben. Hiernach ist es wahrscheinlich, dass beim Einschlafen und in anderen Fällen, wo das Armvolum abnimmt, der nächste Grund in einer meistens wohl durch nervöse Einflüsse bedingten Abnahme des arteriellen Blutdrucks gelegen ist.

3) Die mittlere Geschwindigkeit zwischen zwei von einander entfernten Querschnitten bestimmte Hering, indem er die Lösung eines im Blute nicht vorkommenden leicht nachweisbaren Salzes (z. B. Blutlaugensalz) in ein Gefäss einspritzte und die Zeit untersuchte, bis zu welcher dasselbe sich in dem Blut eines andern Gefässes nachweisen liess. Dabei lässt sich jedoch die Länge des durchflossenen Weges kaum schätzungsweise bestimmen. Die Methode Hering's ist daher vorzugsweise nur geeignet, um über die Dauer des ganzen Kreislaufs Aufschluss zu geben. Sie ist zu diesem Zweck von Vierordt weiter ausgebildet worden. Die oben angeführten Zahlen geben die Zeitdauer der Bewegung von der vena jugularis der einen bis zur vena jugularis der andern Seite. Das von Hering und von Lenz erhaltene Resultat, dass bei einem und demselben Thiere die Kreislaufsdauer und die Blutgeschwindigkeit abzunehmen pflegen, wenn man durch heftige Körperbewegungen oder durch Vagusdurchschneidung die Zahl der Herzpulse beschleunigt, hat auch Vierordt bestätigt. Es rührt dies nach Vierordt's Versuchen mit dem Tachometer davon her, dass nach der Vagusdurchschneidung die systolischen Zunahmen der Geschwindigkeit bedeutend vermindert sind. Bei der Reizung der Vagi vermindert

sich mit der Pulszahl zugleich die Dauer des Blutumlaufs. Von Hering und Vierordt sind noch Beobachtungsreihen über den Einfluss von Alter, Geschlecht, Grösse u. s. w. auf die Kreislaufsdauer ausgeführt worden. Hiernach soll diese bei jüngeren Thieren erheblich (etwa um 1/4) kürzer sein als bei älteren, bei weiblichen kürzer als bei männlichen. Sie soll ferner auch bei Thieren einer und derselben Gattung auffallend zunehmen mit der Körperlänge und dem Körpergewicht *).

3) Pulswelle der Arterien. Die Schlauchwelle der elastischen Arterienwand verläuft mit mässiger Geschwindigkeit. Legt man gleichzeitig an die art. radialis und an die art. dorsalis pedis einen Finger, so fühlt man den Puls der letzteren 1/6 bis 1/7 Sec. später eintreten. Hiernach beträgt (den Distanzunterschied beider Arterien vom Herzen zu 1,62 Meter angenommen) die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle ungefähr 9,6 Meter in der Sec. Nun ist die Zeit, welche eine Welle im elastischen Rohr braucht, damit sie sich um den Betrag ihres Wellenbergs fortpflanze, gleich der Zeit des verursachenden Stosses, im vorliegenden Fall also gleich der Dauer einer Ventrikelcontraction. Da die letztere etwa 1/3 Sec. in Anspruch nimmt, so ist also der Berg der Pulswelle etwa 3 Meter lang, d. h. der Wellenberg allein ist länger alsdas ganze Arteriensystem: die Pulswelle erlischt somit lange bevor eine ganze Welle abgelaufen ist (E. H. Weber).

A B C D E F

Fig. 62. Verschiedene Verlaufsformen des Arterienpulses. A pulsus celer, B p. tardus, C rasch sinkender, D langsam sinkender Puls, E u F dicrotische Pulse.

Beim gewöhnlichen Verlauf der Pulswelle steigt dieselbe rasch zu ihrem Maximum an und sinkt dann etwas langsamer, indem sie zugleich bei ihrem Sinken eine schwache elastische Nachschwingung zeigt. Dieser Verlauf zeigt schon unter normalen Verhältnissen Abweichungen, die bei Störungen der Circulation bedeutend sich steigern können. Die Ab-

*) Hering, Zeitschr. für Physiologie von Tiedemann und Treviranus Bd. 3. E. H. Weber, Müller's Archiv 1838. Volkmann, Hämodynamik. Vierordt, die Erscheinungen und Gesetze der Stromgeschwindigkeit des Blutes, 1858. Chauveau, journ. de la phys. 1860. Lortet, recherches sur la vitesse du cours du sang, 1867. Ainser und Lohe, Zeitschr. für rat. Med. 3. R. Bd. 31. Dogiel, (Ludwig), Ber. der sächs. Ges. d. W. 1867. Mosso, comptes rend. t. 82, 1876. v. Basch, Wiener med. Jahrbücher 1876. Vgl. a. E. Cyon, Methodik.

weichungen sind abhängig von der Art der Herzaction, von der Blutfülle der Gefässe und von der Beschaffenheit der Arterienwandungen. Man unterscheidet daher: 1) den häufigen und seltenen Puls (pulsus frequens und rarus), nach der Dauer der Herzpause; diese am häufigsten berücksichtigten Pulsunterschiede sind lediglich von den Innervationsverhältnissen des Herzens abhängig (vgl. §. 73). 2) Den raschen und langsamen Puls (p. celer und tardus) nach der grösseren oder geringeren Steilheit der Pulscurve, namentlich des ansteigenden Theils derselben (A und B); übrigens kann auch der absteigende Theil rasch oder langsam sinken (C und D), und ist letzteres namentlich hohen Graden des pulsus tardus eigenthümlich. Diese Form des Pulsverlaufs ist von der Geschwindigkeit der Ventrikelcontraction und von dem Schluss der Semilunarklappen abhängig; bei mangelhaftem Schluss der letzteren trifft man die höchsten Grade des p. celer. 3) Den vollen und leeren Puls (p. plenus und vacuus), nach der Höhe der Pulscurve, abhängig von der grösseren oder geringeren Blutfülle der Arterie. 4) Den harten und weichen Puls (p. durus und mollis), nach der Spannung der Arterienwand. 5) Den ein-, zwei- und mehrschlägigen Puls (p. mono-, di- und polycrotus); er ist von den elastischen Nachschwingungen der Arterienwand abhängig. In geringem Grad zweischlägig ist der normale Puls. Ein stärker dicrotischer und ein polycrotischer Puls stellt sich ein bei grosser elastischer Nachgiebigkeit der Arterienwand, wie sie namentlich in Folge einer hemmenden Innervation der Gefässe eintritt (§. 73); begünstigt wird diese Form des Pulses durch Widerstände, die sich im Gefässrohr unterhalb der untersuchten Stelle befinden (Verstopfung oder Verengerung der Arterie oder ihrer Collateralzweige). Nur höchst selten geschieht es, dass der ansteigende Theil der Pulscurve eine Knickung zeigt (E); diese Form des Dicrotismus beruht auf unterbrochener Systole des Herzens, wie sie in Folge gestörter Innervation zuweilen vorkommt. Einschlägig wird der Puls, wenn die Arterienwände eine starre Beschaffenheit annehmen, daher normaler Weise im höheren Alter oder bei starker Contraction der Gefässmuskeln.

Die Untersuchung des Verlaufs der Pulswelle geschieht theils durch die zufühlende Hand, theils durch registrirende Werkzeuge, den Sphygmographen von Vierordt, das Sphygmometer von Marey. Das letztere Instrument besteht aus einem Gestell C (Fig. 63), welches durch Riemen so am Vorderarm befestigt wird, dass die an der Feder f befindliche gepolsterte Platte p auf die art. zu liegen kommt, da wo diese am untern Ende des Radius über den Knochen radialis verläuft. p geht oben in eine Spitze aus, auf der oben der um die Axe o drehbare Hebel h aufruht. Dieser Hebel zeichnet die Pulscurven mittelst eines Pinsels auf eine durch das Uhrwerk B an ihm vorbeibewegte Aluminiumplatte A. In den so gewonnenen Pulscurven ist selbstverständlich durch den Hebel die Höhe der Pulswelle vergrössert, ihre Länge aber wegen der verhältnissmässig geringen Geschwindigkeit, mit der die Platte bewegt wird, bedeutend verkleinert. Das Instrument von Vierordt ist nach demselben Princip construirt, liefert

aber wegen seiner bedeutenden Masse kein treues Bild der Pulswelle. Unter den oben aufgeführten Eigenschaften des Pulses gibt das Sphygmometer natürlich nur diejenigen wieder, die sich auf den zeitlichen Verlauf der Pulswelle beziehen. Schon zur Unterscheidung des vollen und leeren Pulses ist es, da die Höhe der Curven allzusehr von der Art bedingt wird, wie das Instrument der Arterie aufruht, ein unvollkommeneres Hülfsmittel als die Hand, und zur Unterscheidung des harten und weichen Pulses bleiben wir auf die letztere allein angewiesen. In diesen Beziehungen kann daher das Pulsfühlen durch das Sphygmometer nicht ersetzt werden*).

Strömungsgeräusche in den Blutgefässen. Unter normalen Verhältnissen ist die Bewegung des Blutes in den Gefässen nicht von Geräuschen begleitet. Unter gewissen pathologischen Bedingungen pflegen aber solche an einzelnen grösseren Gefässen sich einzustellen. Wie es scheint, sind es vorzugsweise Verengerungen oder Erweiterungen der Gefässbahn, welche das Entstehen des Gefässgeräusches bedingen, daher dasselbe am häufigsten an der Jugularvene, deren Strombett sich vor der Einmündung in das Herz trichterförmig erweitert, als ein hauchender oder zischender Laut gehört wird (s. g. Nonnengeräusch); auch an pathologischen Arterienerweiterungen (Aneurysmen) wird es zuweilen beobachtet. Man hat das Geräusch entweder auf Wirbelbewegungen der Flüssigkeit (Heynsius) oder auf Erzitterungen der Gefässwand (Th. Weber) zurückgeführt. Die Bedingungen, welche abgesehen von den Lumenänderungen der Gefässbahn seine Entstehung begünstigen, sind hauptsächlich: Weite des Gefässrohrs, dehnbare Beschaffenheit der Wandung, Rauhigkeiten derselben, endlich dünnflüssige Beschaffenheit des strömenden Blutes (daher das Jugularvenengeräusch gewöhnliches Symptom der s. g. Anämie ist). Die meisten dieser Momente machen die erste der obigen Erklärungen wahrscheinlicher, wenn auch nicht geläugnet werden soll, dass die in der Flüssigkeit entstandenen Schwingungen auf die Gefässwand sich fortpflanzen und durch sie möglicher Weise verstärkt werden können**).

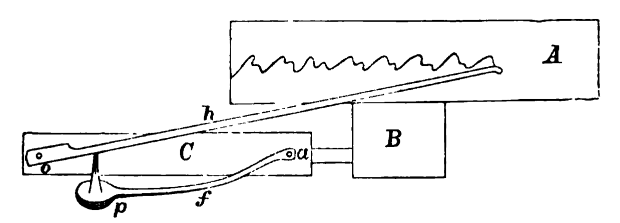


Fig. 63. Marey's Sphygmometer.

*) E. H. Weber, de pulsu, resorptione, auditu etc. 1834. Vierordt, die Lehre vom Arterienpuls, 1855. Marey, physiologie médicale de la circulation, 1863, du mouvement dans les fonctions de la vie, 1868. Mach, Wiener Sitzungsber. Bd. 46. Wolff, Charakteristik des Arterienpulses, 1865.

**) Heynsius, Nederl. Lancet 1854. Th. Weber, Archiv f. physiol. Heilk. 1855. Chauveau, comptes rend. 1858. Nolet, onderzökingen in het laborator. te Leiden, 1870.

§. 72. **Einfluss der Athembewegungen und anderer äusserer Kräfte auf den Blutstrom.**

Den Herzbewegungen steht in den Athmungsbewegungen ein wichtiges Förderungsmittel des Blutstroms zur Seite. Während der Brustkasten vollkommen in Ruhe ist, nach der Ex- und vor der Inspiration, wirken auf das Herz und die in der Brusthöhle enthaltenen grossen Gefässstämme zwei Kräfte ein: der von den Luftröhrenästen und Lungenbläschen aus durch das zarte Lungengewebe hindurch wirkende Luftdruck, und die in entgegengesetzter Richtung thätige elastische Kraft der Lungensubstanz. Das Herz und die grossen Gefässstämme sind somit einem Druck ausgesetzt, der gleich ist der Differenz des Luftdrucks und der Lungenelasticität, während auf die Gefässe ausserhalb des Brustkastens der volle Luftdruck einwirkt. Der Druck der Atmosphäre beträgt durchschnittlich 760 Mm. Quecksilber, die elastische Kraft der Lunge hält aber nach einer gewöhnlichen Exspiration einer Quecksilbersäule von 7,5 Mm. das Gleichgewicht (Donders). Hierdurch wird schon während der Ruhe eine Saugkraft auf die in der Brusthöhle liegenden Blutbehälter ausgeübt, durch welche dieselben sich ausdehnen, bis die elastische Kraft ihrer Wandungen jener Saugkraft das Gleichgewicht hält. Nun haben die grossen Arterien weit dickere und desshalb minder ausdehnbare Wandungen als die Venen, und ausserdem ist der Querschnitt der letzteren beträchtlich grösser. Aus diesem Grunde muss die auf die Venen ausgeübte Saugkraft überwiegen. Es entsteht so allein durch die Lagerung und physikalische Beschaffenheit der Centralorgane des Gefässsystems im Anfang desselben ein Druckunterschied, der in demselben Sinne wirken muss wie die Herzkraft.

Die in der Brusthöhle auf die Venen ausgeübte Saugkraft verändert sich bei der Einathmung. Indem nämlich die Lunge in Folge der Vergrösserung des Brustraums sich ausdehnt, wird die von ihr ausgeübte elastische Kraft vermehrt, bei einer gewöhnlichen Einathmung auf 8—9, bei einer tiefen Einathmung auf 30—40 Mm. Quecksilber; um ebenso viel wird also die auf die grossen Gefässe ausgeübte Saugkraft vergrössert. Dieser begünstigende Einfluss der Einathmung kommt besonders in Betracht für die Venen der Unterleibshöhle, da bei der Erweiterung des Brustraums das Zwerchfell nach unten steigt und den Druck in der Unterleibshöhle vergrössert. Den entgegengesetzten Erfolg hat die Ausathmung. Durch diese kommen die Gefässe in der Brusthöhle unter einen höheren Druck, der das in ihnen enthaltene Blut aus der Brusthöhle zu pressen strebt. In den Arterien kommt dieser Druck der Blutbewegung zu statten, in den Venen dagegen bewirkt er eine Stauung, durch welche der Einfluss in die Brusthöhle gehindert wird. Da jedoch die Venen minder stark gefüllt und schlaffer sind, überdiess die Klappen in ihnen einen Rückfluss verhindern, so übertrifft die bewegungsfördernde Wirkung auf die Arterien die be-

wegungshemmende auf die Venen. Nur durch sehr kräftige Ausathmungsbewegungen kann das Einfliessen des Venenblutes in die Brusthöhle völlig gehemmt werden.

Der angegebene Einfluss der Athmungsbewegungen gibt sich deutlich an den Druckschwankungen kund, welche in den Gefässen ausserhalb des Brustkastens zu beobachten sind. In den Venen steigt der Druck bei jeder Exspiration und sinkt bei jeder Inspiration. Diese durch die Athmungsbewegungen bedingten Druckschwankungen sind die einzigen, die hier zur Beobachtung kommen. Durch heftige Exspirationen wird das Venenblut gewaltsam aus dem Brustraum gepresst, so dass die Gesichtsvenen beträchtlich anschwellen. An den Arterien erhält man zusammengesetzte Curven, die innerhalb der grösseren Druckschwankungen der Athmung die kleineren Druckschwankungen der Herzpulse enthalten. Werden sehr heftige

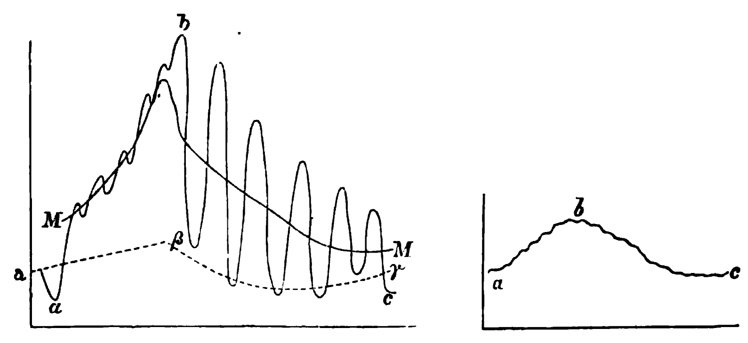


Fig. 64. Respiratorische Schwankungen des Blutdrucks.

In- und Exspirationen ausgeführt, so beobachtet man in den grossen Arterien die ähnlichen Veränderungen des Blutdrucks wie in den Venen, nur wegen der Starrheit der Arterienwandung in viel geringerem Grade, also bei der Inspiration Druckabnahme, bei der Exspiration Druckzunahme. Bei der gewöhnlichen ruhigen Athmung dagegen verhält es sich anders. Nun entspricht der ansteigende Theil a b der Druckcurve (Fig. 64) grossentheils der Inspiration, der absteigende b c der Exspiration. Dieses Ansteigen des Drucks während der Inspiration erklärt sich aus der Bluterfüllung des Herzens von den Venen aus, wodurch dasselbe mehr Blut in die Arterien pumpen kann, als während der Exspiration, wo es weniger Zufluss von den Venen aus erhält. Ausserdem wirkt die erhöhte Frequenz der Herzschläge während der Inspiration, deren Ursachen wir bei der Innervation des Herzens (§. 73) besprechen werden, im gleichen Sinne. Da jedoch die Bluterfüllung nicht sogleich im Anfang der Einathmung und ebenso die Blutleere nicht alsbald mit Beginn der Ausathmung sich geltend macht, da im Gegentheil dort die Druckverminderung innerhalb des Brustraums auch auf den Inhalt der Arterien bis zu einem gewissen Grade

aspirirend wirkt, während hier umgekehrt die Druckvermehrung denselben auszutreiben strebt, so fallen die Respirationsphasen ($\alpha\ \beta\ \gamma$) nicht vollkommen mit den Druckschwankungen zusammen, sondern im Anfang der Inspiration ($\alpha\ \beta$) dauert noch die Druckverminderung, im Anfang der Exspiration ($\beta\ \gamma$) noch die Druckvermehrung in den Arterien an. Bei sehr bedeutender Pulsfrequenz und geringer Stärke der einzelnen Druckschwankungen pflegt die Ungleichheit der Schlagzahl des Herzens während In- und Exspiration zu verschwinden: die respiratorische Druckschwankung zeigt dann den Verlauf a b c (Fig. 64 rechts); derartige Curven erhält man z. B. nach der doppelten Vagusdurchschneidung (s. §. 73).

Ausser den Athmungsbewegungen wirken auf den Blutstrom alle Einflüsse, die innerhalb oder ausserhalb des Brustraumes das Lumen der Gefässe zu erweitern oder zu verengern streben. Auf den wichtigsten dieser Einflüsse, die Innervation der Gefässmuskeln, werden wir unten (§. 73) zu sprechen kommen; hier haben wir nur jene Einwirkungen auf die Gefässwände hervorzuheben, welche durch äussere Momente verursacht sind. So beobachtet man in verdichteter Luft einen verminderten und schwächeren Puls, während derselbe bei erniedrigtem Luftdruck beschleunigt und grösser wird (v. Vivenot). Der Verschluss einer grossen Arterie bewirkt Druckzunahme in dem hinter der Verschlussstelle gelegenen Theil des Gefässsystems und gesteigerte Pulsfrequenz; Steigerung des venösen Drucks durch Verschliessung der Pulmonalarterie oder künstliche Blutanfüllung hat dagegen keinen regelmässigen Einfluss auf die Schlagfolge des Herzens. Die Verblutung bewirkt, wenn man zuvor, um den Einfluss der geänderten Innervation zu beseitigen, das Halsmark durchschnitten hat, mit der Druckabnahme stets zugleich Abnahme der Pulsfrequenz (v. Bezold). Aus diesen Thatsachen ersieht man, dass bei allen Einwirkungen auf den Kreislauf, soweit durch dieselben nicht etwa die ausserhalb des Herzens gelegenen Innervationscentren der Herzbewegung beeinflusst werden, der arterielle Blutdruck und die Pulsfrequenz in derselben Wechselwirkung stehen wie bei den Respirationsbewegungen. Stets ist mit Zunahme des Drucks Beschleunigung, mit Abnahme desselben Verlangsamung der Herzbewegungen verbunden. Diese Wirkung muss dem Reiz zugeschrieben werden, welchen die grössere Bluterfüllung des Herzens auf die erregenden Herzganglien ausübt (s. §. 73).

Nachdem schon seit langer Zeit das An- und Abschwellen der Venen des Halses bei tiefer Ex- und Inspiration bekannt war, wies zuerst Donders durch seine Messungen der Lungenelasticität (über deren Methode vergl. die Physiologie der Athmung §. 76) und die daran geknüpften Folgerungen die Athmungsbewegungen als ein Hülfsmittel der Blutbewegung nach. Von Demselben wurde auch die der An- und Abschwellung der Venen correspondirende Bewegung des Gehirns auf die Veränderungen des Venenstroms bei der Athmung zurückgeführt. Der Einfluss der Athmungsbewegungen auf den Blutdruck wurde zuerst von Ludwig studirt. Hinsichtlich der numerischen Werthe der Druckschwankungen

gehen aber die Angaben verschiedener Beobachter noch sehr auseinander. Jacobson fand bei Schaafen in den vom Herzen entfernteren Venen gar keine Athmungsschwankungen, in der Jugularis und Subclavia solche von 0,9 Mm. Hg. In den grossen Arterien des Menschen fand Faivre Respirationsschwankungen von 10—20 Mm., während die gleichzeitigen Herzschwankungen 2—3 Mm. betrugen. Wahrscheinlich sind diese letzteren Zahlen wegen der Eigenschwingungen des Quecksilbers viel zu hoch ausgefallen. Den Zusammenhang der Druckschwankungen mit den Respirationsphasen haben Ludwig und Einbrodt untersucht, indem sie beide gleichzeitig am Kymographion registrirten. Einbrodt hat das erhaltene Resultat auch noch auf andere Weise bestätigt. Er brachte die Luftröhre von Hunden mit einem Luftbehälter in Verbindung, in welchem die Luft beliebig verdichtet oder verdünnt werden konnte. Bei der den Druck in der Brusthöhle vermehrenden Verdichtung der Luft stellte sich nach kurzer Zeit Abnahme des Drucks im Aortensystem ein, während derselbe in den Venen zunahm; bei der den Druck in der Brusthöhle vermindernden Verdünnung der Luft ergab sich umgekehrt Druckzunahme in den Arterien und Druckabnahme in den Venen. Von untergeordneter Bedeutung sind die durch örtliche Einwirkungen bedingten Aenderungen des Kreislaufs in den peripherischen Gefässen. So können durch Muskelbewegungen namentlich die schlaffen Venenwände comprimirt werden und dadurch ihren Inhalt entleeren; auf diese Weise bilden namentlich die Oberschenkelmuskeln einen Saug- und Druckapparat, der zum Theil noch an der Leiche durch Bewegungen des Beines in Action gesetzt werden kann, und der die Entleerung der Oberschenkelvene befördert (Braune). Vielfach hat man auch geglaubt, dass durch den Einfluss der Schwerkraft in den Venen der nach abwärts liegenden Körpertheile das Blut sich anhäufen müsse und so zu den hier öfter vorkommenden Venenerweiterungen Veranlassung gebe. Da aber in einem überall geschlossenen Röhrensystem durch die mit der Erweiterung wachsende elastische Spannung der Einfluss der Schwere alsbald sich ausgleichen muss, so ist eine das normale Maass überschreitende Erweiterung nur bei einer abnormen Beschaffenheit der Gefässhäute möglich*)

Dieselben Druckschwankungen wie bei den natürlichen Athembewegungen treten auch ein, wenn man bei mit Curare vergifteten Thieren die künstliche Respiration unterhält (S. 322). Wird die letztere unterbrochen, so erfolgt nach sehr kurzer Zeit eine Zunahme des mittleren Blutdrucks in den Arterien, und zugleich beginnen allmälig stärker werdende Druckschwankungen, welche den aufgehobenen Athembewegungen synchronisch sind (Traube). Diese Erscheinungen sind durch Nerveneinflüsse bedingt, die wir in §. 73 werden kennen lernen. Die Geschwindigkeit des Blutstroms nimmt nach der Suspension der Athmung zunächst ab, weil die respiratorische Beschleunigung desselben hinwegfällt (Kowalewsky) und Dogiel); später wird auch sie in Folge jener nervösen Einflüsse vergrössert (Heidenhain)**).

---

*) Donders, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 3 u. 4. Ludwig, Müller's Archiv 1847. Jacobson, Faivre, a. a. O. Einbrodt, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 40. v. Vivenot, Virchow's Archiv, Bd. 84. Braune, die Oberschenkelvene, 1871.

**) Traube, gesammelte Beiträge, Bd. 1. Kowalewsky und Dogiel, Pflüger's Archiv Bd. 3. Heidenhain, ebend. Bd. 5.

§. 73. Einfluss des Nervensystems auf die Blutbewegung.

1) Innervation des Herzens.

Anatomie der Herznerven. Das Herz empfängt seine sämmtlichen Nerven aus dem Herzgeflecht, einem hinter dem Aortenbogen gelegenen, mit Ganglien versehenen Plexus, aus welchem die Nerven auf den Wandungen der Gefässe zum Herzen herzutreten. Das Herzgeflecht bezieht seine für das Herz bestimmten Fasern: 1) Aus dem 10. und 11. Hirnnerven (Vagus und Accessorius); der grösste Theil derselben liegt im Halsstamm des ersteren. Hoch oben, an der Abgangsstelle des Laryngeus sup., trennt sich bei vielen Thieren (z. B. bei Kaninchen und Katzen) vom Vagus ein feiner Nerv, nerv. depressor, welchem tiefer unten noch ein Verbindungsast aus dem Vagus sich anschliesst, und geht gesondert zum Herzgeflecht; er entspricht den oberen Herzästen des Vagus beim Menschen, steht aber als sensibler Nerv zur Innervation des Herzens nicht in directer Beziehung. Ausserdem gibt der Vagus hoch oben einen feinen Verbindungsfaden zum Sympathicus und einen ebensolchen zum absteigenden Ast des Hypoglossus, aus dem letzteren stammt ohne Zweifel der ebenfalls zum Herzgeflecht tretende ramus cardiacus dieses Nerven. 2) Aus dem Sympathicus. Die zum Herzen tretenden sympathischen Fasern sammeln sich zunächst in dem letzten Hals- und ersten Brustganglion. Zu ihnen treten: a) der Halsstamm des Sympathicus, welcher bei manchen Thieren (Hunden) in dieselbe Scheide mit dem Vagus eingeschlossen ist, bei andern (Kaninchen) gesondert verläuft, b) Verbindungszweige mit den oberen Halsnervenästen aus dem plexus brachialis. Beim Hunde gehen aus jedem dieser Ganglien, beim Kaninchen nur aus dem unteren Halsganglion zwei kleine Nerven zum Herzen, die nervi accelerantes. Eine vollständige Trennung des Herzens von seinen Nerven kann hiernach auf doppeltem Wege versucht werden: 1) indem man galvanocaustisch die in Begleitung der Gefässe zum Herzen tretenden Nerven unmittelbar zerstört, 2) indem man Vagus und Sympathicus durchschneidet und das untere Hals- uud erste Brustganglion ausrottet. Der Verlauf und die Endigung der Nerven innerhalb des Herzens ist beim Menschen und den höheren Thieren noch zu wenig erforscht, als dass sich daraus Anhaltspunkte für die physiologische Untersuchung gewinnen liessen. Wir wissen nur, dass bei allen Thieren in der Herzsubstanz, namentlich in den Wandungen und in der Scheidewand der Vorhöfe, Ganglien gelegen sind, welche von den Nerven durchsetzt werden. Allein für das Froschherz ist die Ausbreitung der Herznerven etwas näher ermittelt. Die beiden Vagi sind hier die einzigen Nerven, welche von aussen zum Herzen herantreten; Zweige aus dem Sympathicus haben diese Nerven schon höher oben aufgenommen. An der hintern Wand der oberen Hohlvenen gelegen treten sie zum Hohlvenensinus; hier sind zahlreiche Ganglienzellen in ihren Verlauf eingeschaltet; viele Fasern scheinen auf der Seite des Eintritts zu endigen, andere begeben sich commissurenartig auf die andere Seite, indem sie in der Mitte sich kreuzen. Die Endzweige durchsetzen die hintere Wand des Vorhofs unmittelbar unter der Pulmonalvene und treten, indem jeder in einen vordern und hintern Zweig sich spaltet, an der Scheidewand nach vorn und unten, um nahe der Grenzfurche zwischen dem doppelten Vorhof und dem einfachen Ventrikel des Froschherzens in den

Atrioventricularganglien zu endigen. Von den letzteren strahlen Fasern gegen den Ventrikel aus, deren Verlauf noch nicht erforscht ist.

Das aus dem Körper ausgeschnittene Herz setzt seine rhythmischen Bewegungen noch eine längere Zeit fort. Die nervösen Centralorgane, durch welche diese Bewegungen unterhalten werden, müssen daher im Herzen selber liegen; man vermuthet sie in den oben erwähnten Ganglien der Herzwände. Ausserdem sind die Nerven, welche das Herz von aussen empfängt (Vagus, Sympathicus und dessen Rückenmarkzweige) auf die Bewegungen desselben von Einfluss. Wir haben demnach 1) die verschiedenen Einwirkungen zu prüfen, welche bei der directen Anwendung auf das Herz die Herzbewegungen modificiren, und sodann 2) den Einfluss der Erregung und Lähmung der äusseren Herznerven und der Centralorgane, von welchen dieselben entspringen, zu untersuchen.

a) Innervation durch die Herzganglien. Mechanische Reize, direct auf das Herz angewandt, beschleunigen dessen Bewegungen oder regen sie an, wenn sie durch andere Einflüsse vorübergehend zum Stillstand gekommen waren. Auf dieser Erregbarkeit des Herzens durch mechanische Reize beruht wahrscheinlich die Pulsbeschleunigung, welche die Zunahme des Blutdrucks im Arteriensystem zu begleiten pflegt (Bezold). Bei sehr bedeutender Drucksteigerung kann jedoch die Zahl der Herzpulse wieder abnehmen, während zugleich meistens der regelmässige Rhythmus derselben gestört wird (Heidenhain). Aehnlich den mechanischen wirken dauernde elektrische Reize, und zwar sowohl der constante galvanische Strom wie tetanisirende Stromstösse (Inductionsschläge); beide rufen nicht, wie bei andern Muskeln, eine dauernde Zusammenziehung hervor, sondern sie verwandeln nur die regelmässige Pulsfolge in unregelmässig wogende Contractionen, während gleichzeitig der Blutdruck bedeutend sinkt (S. Mayer). Ein einzelner Stromstoss von genügender Stärke bringt bei dem auf kürzere oder längere Zeit zum Stillstand gebrachten, aber noch leistungsfähigen Herzen in der Regel eine einfache Pulsation hervor. Die unregelmässig gewordenen Pulsationen des ausgeschnittenen Froschherzens können daher durch elektrische Reize, die in geeigneten regelmässigen Pausen auf dasselbe einwirken, wieder in einen regelmässigen Rhythmus übergeführt werden, welcher dem Rhythmus der Reize angepasst ist (Bowditsch). Hierbei ist die Grösse der Contraction unabhängig von der Stärke der Reize, indem die schwächsten, die überhaupt wirksam sind, ebenso kräftige Contractionen auslösen wie stärkere Stromstösse, so dass also der minimale zugleich maximaler Herzreiz ist (Kronecker).

Die Bewegungen des ausgeschnittenen Froschherzens dauern nur zwischen gewissen Temperaturgrenzen fort. Bei 0 bis — 4 und bei 40° C. erfolgt dauernder Stillstand in Diastole. Das bei 40° im Wärmestillstand befindliche Herz geräth aber bei Reizung seines Sinus venosus in dauernde Zusammenziehung, Herztetanus (E. Cyon). Erwärmung des Herzens erzeugt zwischen den angegebenen Grenzen eine Beschleunigung, Abkühlung

eine Verlangsamung der Bewegungen; dabei wird, wenn die Wärmeschwankungen langsam erfolgen, und so lange sie nicht den beiden Grenztemperaturen sich nähern, nur die Zahl, nicht aber die Kraft der Bewegungen verändert.

Als chemischer Reiz wirkt das Blut selbst auf das Herz ein. Das mit Blut benetzte Herz setzt weit länger seine Pulsationen fort als das von Blut beraubte. Diesen Einfluss äussert in geringerem Grade schon das Serum, in viel höherem aber das blutkörperhaltige, namentlich das arterielle Blut. Speist man das ausgeschnittene Froschherz mit Serum, nachdem die Herzkammer durch eine an der Atrioventrikulargrenze eingelegte Canüle mit einem registrirenden Manometer in Verbindung gesetzt ist, so treten gruppenweise Pulsationen auf, die durch Pausen von einander getrennt sind, und wobei nicht selten innerhalb jeder Gruppe die Stärke der Pulsationen treppenartig ansteigt (Luciani). Nimmt man aber Blut oder bluthaltiges Serum, so werden, so lange das Blut hellroth ist, die Pulsationen regelmässig rhythmisch; denselben Einfluss hat 0,6-procentige NaCl-Lösung, bei der jedoch der Rhythmus ein langsamerer ist als bei der Berührung mit Blut (Rossbach). Mit der Wirkung des arteriellen Blutes hängt wahrscheinlich die der meisten Gase auf die Herzbewegungen zusammen. In reinem Θ-Gas dauern die Pulsationen des Froschherzens durchschnittlich über 12 Stunden an, während sie in atmosphärischer Luft schon nach etwa 3 Stunden, in N-Gas und H-Gas nach 1 Stunde und im luftleeren Raum nach 30 Min. aufhören. Offenbar wirken N und H nur negativ schädlich, durch Verdrängen des Θ-Gases. Dagegen wird durch $C\Theta_2$, $N\Theta$, $S\Theta_2$, H_2S, Cl u. s. w., theils nach wenigen Minuten, theils momentan der Herzschlag sistirt (Castell). Aehnliche Wirkungen zeigen gewisse Salze und Säuren, wenn sie mit dem Blut dem Herzen zugeführt werden. So erzeugen Kalisalze in geringen Quantitäten Beschleunigung, in etwas grösseren Verlangsamung der Herzbewegungen; den ihnen verwandten Natron- und Rubidiumsalzen soll diese Wirkung nicht zukommen (Grandeau und Bernard). Die gallensauren Salze verursachen eine Abnahme der Pulsfrequenz (Röhrig). Dieselbe Wirkung äussern die Säuren, namentlich organische Säuren, wie Weinsäure, Essigsäure, Citronensäure (Bobrik), sowie die Phosphorsäure (Leyden und Munk).

Von hervorragendem Einfluss auf das Herz sind endlich gewisse Alkaloïde und andere Stoffe, die schon in sehr kleinen Mengen als Gifte auf den Organismus wirken. Die einen dieser Stoffe erzeugen im ersten Stadium ihrer Wirkung oder in den kleinsten Dosen Verlangsamung der Herzschläge, selbst diastolischen Herzstillstand, worauf meistens im zweiten Stadium, zuweilen bei grösseren Dosen auch alsbald, eine Wiederbeschleunigung folgt; hierher gehören: Digitalin, Morphin, Nicotin, Calabarbohne, Chloral, Muscarin; letzteres Gift bringt einen dauernden diastolischen Herzstillstand hervor, während dessen aber das Herz auf einzelne (mechanische oder elektrische) Reize erregbar bleibt. Die andern Stoffe wirken zuerst

beschleunigend und sodann in einem späteren Stadium verlangsamend auf den Herzschlag, so Atropin, Veratrin, Upasgift, Kampher. Bringt man gleichzeitig oder rasch nach einander zwei dieser entgegengesetzt wirkenden Gifte in's Blut, so kann die verlangsamende Wirkung des ersten durch die beschleunigende des zweiten compensirt oder übercompensirt werden: so wird namentlich der durch Muscarin herbeigeführte Herzstillstand durch Atropin beseitigt (Schmiedeberg). Uebrigens können Gifte, die sonst in dieselbe Gruppe gehören, diese Wirkung ebenfalls äussern: so wird z. B. die Muscarinhemmung durch Digitalin aufgehoben (Boehm). Dass die Wirkungen aller dieser Stoffe auf eine Veränderung in der Innervation der innern Herzganglien bezogen werden müssen, ergibt sich theils daraus, dass dieselben bei localer Application auf das ausgeschnittene Herz entstehen, theils daraus, dass sie nach der Trennung sämmtlicher äusserer Herznerven fortdauern. Doch können damit auch Wirkungen auf die Ursprünge der äussern Herznerven, namentlich des Vagus, sich combiniren (s. unter b).

Noch einzelne Theile des Herzens setzen, wenn sie getrennt werden, ihre Bewegungen fort: so bewegt sich der Hohlvenensinus des Froschherzens, wenn man ihn abschneidet, weiter, während das übrige Herz eine Zeit lang zur Ruhe kommt, dann aber in verlangsamtem Rhythmus ebenfalls fortpulsirt; trennt man die Vorhöfe von der Herzkammer oberhalb der Atrioventricularganglien, so setzen beide Theile, aber in verschiedenem Rhythmus, ihre Bewegungen fort; führt man dagegen unterhalb jener Ganglien die Trennung aus, so kommt die Herzkammer in Ruhe, und nur die Vorkammern pulsiren weiter (Stannius). Diese Beobachtung entspricht der anatomischen Thatsache, dass die Herzganglien vorzugsweise in der Wand der Vorhöfe gelegen sind.

Zur Untersuchung der Bewegungen des Herzens nach seiner Trennung vom Körper benützt man vorzugsweise das Froschherz, weil das ausgeschnittene Herz warmblütiger Thiere, obgleich es ebenfalls längere Zeit fortpulsirt, wenn es bei mässig erhöhter Temperatur mit Blut versorgt bleibt, doch allzu schnell den Rhythmus seiner Bewegungen verändert. Um aber an dem im Körper gelassenen Herzen bestimmte Einwirkungen auf eine geänderte Innervation durch die inneren Herzganglien beziehen zu können, müssen nicht nur alle äusseren Herznerven getrennt sein, was am sichersten durch galvanokaustische Zerstörung des Bindegewebes um die grossen Gefässstämme geschieht (Ludwig und Thiry), sondern es müssen auch möglichst alle Gefässnerven des Körpers ausser Funktion gesetzt sein: man durchschneidet zu diesem Zweck beiderseits Halssympathicus und Splanchnicus oder statt des letzteren das Rückenmark in der Höhe des 1. bis 2. Brustwirbels (Bezold, Cyon). So lange die Gefässnerven nicht getrennt sind, kann die durch ihre Erregung bewirkte Verengerung der kleinen Arterien Druckzunahme im Aortensystem und dadurch Beschleunigung, oder es kann umgekehrt eine durch Hemmungsinnervation erfolgende Erweiterung der kleinen Arterien Druckabnahme und damit Verlangsamung der Herzbewegungen erzeugen. Da diese Wirkungen auch noch eintreten, nachdem die Herznerven galvanokaustisch zerstört sind, so müssen sie auf die inneren Herzganglien gerichtet

sein. Bezold hat es wahrscheinlich gemacht, dass es unmittelbar der Druck auf die Herzwand, nicht etwa die geänderte Bluterfüllung des Herzens ist, welche jene Wirkungen äussert. Denn als er beim Kaninchen die Coronararterien zuklemmte, so hatten Druckänderungen, hervorgebracht durch Compression der Abdominalaorta, durch Blutinjection oder durch Verbluten der Thiere, den nämlichen Erfolg. Klemmung der Herzvenen bewirkte zunächst ebenfalls Zunahme, dann aber, in Folge der Veränderungen des angestauten Blutes, Abnahme der Herzschläge. Steigt der Blutdruck über ein gewisses Maass, so wird durch den-

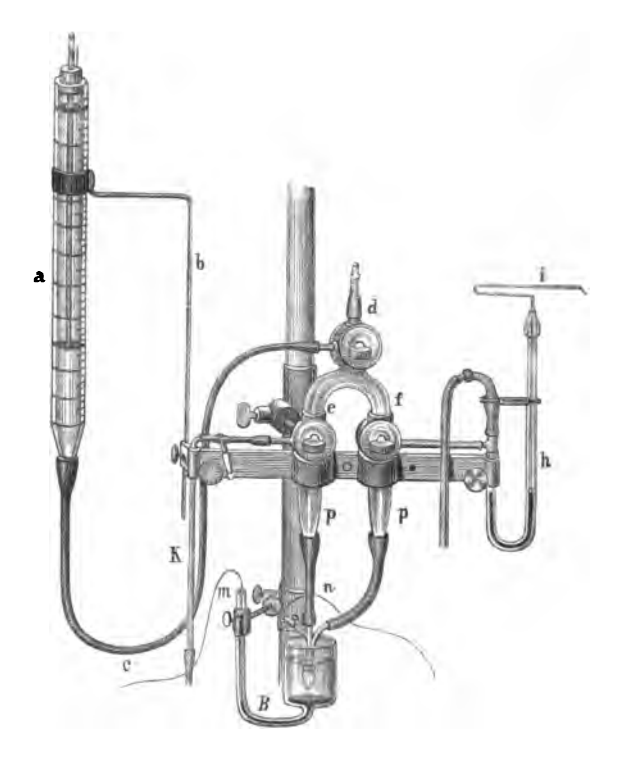


Fig. 65. Manometer für das Froschherz, nach Ludwig.

selben nach den Versuchen von Heidenhain zugleich der Herzschlag unregelmässig, vielleicht dadurch, dass erregende und hemmende Wirkungen auf die Herzganglien in diesem Fall rasch mit einander abwechseln. Wenigstens konnte Heidenhain durch unregelmässig unterbrochene Reizung des äusseren Hemmungsnerven (des Vagus) denselben Erfolg hervorbringen.

Für genauere Versuche am ausgeschnittenen Froschherzen bedient man sich des von Ludwig und seinen Schülern zuerst angewandten Manometers: die Fig. 65 zeigt dasselbe in seiner neuesten vervollkommneten Gestalt. Alle Gefässe des Herzens, mit Ausnahme der vena cava, werden durch Ligaturen verschlossen, und durch die Hohlvene wird eine dreischenklige neusilberne Canüle in den Vorhof oder in die Herzkammer eingebunden. Der engere Schenkel dieser Canüle

dient allein zur Zuleitung der einen Elektrode n bei Reizversuchen, die beiden weiteren Schenkel communiciren mittelst Kautschukansätzen mit den beiden Glasröhren p p. Diese sind an T-förmig durchbohrte Glashähne e und f angeschmolzen, von denen f mit einem kleinen Manometer h und e mit der frei nach aussen mündenden Röhre k verbunden ist. Oben stehen die beiden Hähne e und f durch ihr U-förmiges Verbindungsstück mit einem dritten Glashahn d in Verbindung, der ebenfalls T-förmig durchbohrt ist. Der Hahn d communicirt einerseits durch den langen Kautschukschlauch c mit der Flasche a, anderseits mündet er durch einen kurzen oberen Ansatz frei nach aussen: dieser obere Ansatz wird durch ein Kautschukröhrchen und einen Glasstöpsel verschlossen. Die graduirte Flasche a, welche mittelst des Metallarmes b höher und tiefer gestellt werden kann, hat die Construction eines Mariotte'schen Gefässes, indem sie oben durch einen Kork verschlossen ist, durch welchen eine Röhre bis unter den Spiegel der in ihr enthaltenen Flüssigkeit (Serum, Blut u. s. w.) herabreicht. Je nach der Stellung der drei Glashähne e, f und d kann man bewirken, dass entweder beide aus dem Herzen führende Röhren oder aber gar keine mit dem Druckgefäss a communicirt, und durch den höheren oder tieferen Stand des letzteren kann zugleich der Druck, unter dem die Flüssigkeit im Herzen steht, beliebig verändert werden. Durch solche Verstellungen der Hähne und des Druckgefässes kann leicht das Herz jeden Augenblick entleert und mit neuer oder einer andern Flüssigkeit gefüllt werden. Sollen Versuche ausgeführt werden, so wird, nachdem das Herz und das ganze Röhrensystem von dem Gefässe a aus gefüllt ist, die Oeffnung gegen das letztere durch den Hahn d, ebenso die nach aussen führende Röhre k abgeschlossen, während durch den Hahn f die Communication mit dem Manometer geöffnet ist. Das Herz ist endlich nach aussen von einem Glasgefäss B umgeben, das mit Serum gefüllt ist, und das in eine gebogene Röhre übergeht, in der sich etwas Hg befindet, welches für den Zweck von Reizversuchen mit einer zweiten Elektrode m in Verbindung steht. Für diesen Fall werden m und n mit den Enden einer geeigneten Inductionsvorrichtung verbunden. Das Manometer h trägt einen leichten Schwimmer, am besten einen Strohhalm, an dem sich unten ein Siegellackkügelchen befindet, und der oben mittelst der Glasfeder i die auf ihn übertragenen Bewegungen des Herzens auf das Kymographion aufzeichnet. Man erhält so nicht nur die Zahl der Herzbewegungen in einer gegebenen Zeit, sondern auch ein ungefähres Maass für die Kraft derselben. Die Stoffe, welche man auf das Herz will einwirken lassen, können in das durch das Herz circulirende Serum gebracht werden.

Die Wirkung der Herzgifte auf die Ganglien des Herzens lässt sich, wenn man dabei den Einfluss auf die äusseren Herznerven eliminiren will, entweder in der soeben angegebenen Weise am ausgeschnittenen Froschherzen prüfen, oder man kann auch das lebende Thier benützen, in welchem der Kreislauf unterhalten wird, nachdem die sämmtlichen Nerven des Herzens und der grossen Gefässe zuvor getrennt sind. Man kann hier sichtlich eine doppelte Reizwirkung unterscheiden: eine hemmende, welche Verlangsamung oder Stillstand der Herzschläge herbeiführt, und eine erregende, welche die Pulsationen des Herzens beschleunigt. Nur selten beschränkt sich die Wirkung eines Giftes auf eine hemmende Reizung, welche allmälig in Herzlähmung übergeht, wie beim Muscarin; ihm steht das Atropin (nebst dem ihm völlig gleichenden Daturin) gegenüber, das zuerst Hemmung, dann Beschleunigung und dann

in einem späteren Stadium ebenfalls Lähmung hervorbringt. Aus diesem Verhalten folgt, dass die Hemmung leichter durch toxische Einflüsse entsteht als die Erregung, und dem entspricht die Thatsache, dass wir zwar Gifte kennen, welche das Herz in Bezug auf hemmende Einflüsse lähmen, während sie die Reizbarkeit desselben für erregende Reize längere Zeit intact lassen (so besonders das Muscarin), dass aber kein Gift bekannt ist, welches zunächst das Herz für erregende Reize lähmt, dagegen die hemmenden Wirkungen unverändert lässt. Die meisten Gifte nehmen insofern eine Mittelstellung ein, als sie gleichzeitig als Hemmungs- und als Beschleunigungsreize wirken. Es sind dann zwei Fälle möglich: 1) Es erfolgt zunächst Beschleunigung, erst später Verlangsamung der Herzbewegungen (Veratrin, Aconitin, Upasgift). Dass hierbei aber nicht, wie beim Atropin, eine blosse Lähmung der muskulomotorischen Apparate des Herzens vorliegt, ergibt sich aus dem unten (b) zu schildernden Verhalten der äusseren Herznerven bei ihrer Reizung; einzelne dieser Gifte (Veratrin, Upas) wirken überdiess so mächtig erregend, dass sie am Froschherzen eine länger dauernde Ventrikelcontraction (einen Ventrikeltetanus) hervorbringen. 2) Das nächste Symptom ist die Hemmung, woran sich später Erscheinungen, die von der erregenden Reizung herrühren, anschliessen können (Nicotin, Digitalin, Morphin, Calabarbohne). Unter diesen Giften ist das Digitalin seiner therapeutischen Anwendung wegen von besonderem Interesse. Dasselbe erzeugt, wie die andern in dieselbe Gruppe gehörigen Gifte, anfänglich Verlangsamung der Herzschläge mit Steigerung des Blutdrucks, hierauf folgt ein Stadium, in welchem Pulsfrequenz und Blutdruck gleichzeitig sinken, und dann kommt endlich ein Stadium mit abnorm hoher Pulsfrequenz und abnorm niedrigem Blutdruck (Traube). Nun können allerdings diese Symptome der gesteigerten Wirkung auch von einem endlichen Schwinden der Hemmung herrühren, doch spricht die bedeutende Grösse der terminalen Pulsfrequenz sowie der Umstand, dass nach eingetretenem Tod die Ventrikel sich in systolischer Contraction befinden (Dybkowsky und Pelikan), für eine unmittelbare erregende Reizung, welche letztere dann wahrscheinlich auch an der oben erwähnten Aufhebung des Muscarinstillstandes durch Digitalin betheiligt ist. Nebenbei scheint das Digitalin die Muskelsubstanz des Herzens in einen Zustand eigenthümlicher Starre zu bringen; vielleicht ist die Contraction des durch das Gift getödteten Herzens durch diese Starre veranlasst (Boehm). An sich sind sonach Zu- und Abnahme der Pulsfrequenz immer zweideutige Erscheinungen: die erstere kann auf erregender Reizung oder auf Lähmung einer vorangegangenen Hemmungsreizung oder auf Lähmung einer erregenden Reizung beruhen; die näheren Umstände müssen entscheiden, welcher dieser Fälle vorliegt, oder ob verschiedene Momente gleichzeitig wirksam sind. Oft gibt in dieser Beziehung die mittelst des Manometers bestimmte Kraft der Arterienwelle einen Anhaltspunkt. Wenn diese Kraft, wie z. B. beim Digitalin, zunimmt, während sich die Pulsfrequenz mindert, so wird man eine hemmende Reizung anzunehmen haben, da derselbe Erfolg, ein stärkeres Anwachsen der motorischen Kräfte während der länger dauernden Pause, auch bei mässiger Reizung der äusseren Hemmungsnerven (des Vagus) beobachtet wird.

In der Regel hat man die Wirkung der Gifte sowohl wie anderer Herzreize auf das Vorhandensein antagonistisch wirksamer centraler Apparate, hemmender und erregender, bezogen, von welchen man annahm, dass sie auch räumlich über verschiedene Theile des Herzens vertheilt seien. Man stützte sich dabei

namentlich auf die Versuche, welche Stannius am Froschherzen über den Erfolg der Trennung der einzelnen Abtheilungen desselben durch eine angelegte Ligatur angestellt. Trennt man nämlich zuerst den Hohlvenensinus durch eine Ligatur oder einen Schnitt vom übrigen Herzen, so bleibt dieses während einiger Zeit oder selbst dauernd stille stehen, während der erstere fortpulsirt. Trennt man dann auf dieselbe Weise die Vorhöfe von der Herzkammer etwas oberhalb der Atrioventriculargrenze, so beginnt in der Regel die Herzkammer ihre Bewegungen wieder. Führt man endlich eine dritte Trennung unterhalb der Atrioventriculargrenze aus, so kommt die Kammer abermals zum Stillstand. Aus diesem Versuch hat man die Vorstellung abgeleitet, dass sich in der Wand des Hohlvenensinus sowie in der Atrioventricularfurche die Erregungsganglien befänden, während die Hemmungsganglien über die Wand der Vorhöfe vertheilt seien. Gegen diese Deutung wurden schon früher von Bidder, Eckhard u. A. Zweifel geäussert, der ganzen Hypothese ist aber neuerdings durch die unter Ludwig's Leitung von Bowditsch, Luciani u. A. ausgeführten Versuche der Boden entzogen worden. Hiernach ist es unzweifelhaft, dass der dauernde Stillstand des Herzens nach der Ligatur des Hohlvenensinus nur durch den Verschluss des Herzens oder, bei der Anwendung des Schnitts, durch die gänzliche Entleerung desselben von Blut zu Stande kommt. Ausserdem haben diese Versuche gezeigt, dass die Ausbreitung der automatischen Centren im Herzen eine viel grössere ist, als man früher annahm, dass namentlich auch die Herzkammer bis zu ihrer Spitze mit solchen versehen ist. Das eigenthümlich treppenartige Ansteigen der Herzcontractionen, welches Luciani innerhalb eines jeden rhythmischen Anfalls beobachtete, muss ohne Zweifel, wie Kronecker schon hervorhob, auf eine Steigerung der Herzreizbarkeit zurückgeführt werden, welche durch die Contractionen selbst entsteht. Ihre Analogie findet diese Erscheinung in der allgemeinen Wirkung der Nerven- und Muskelreizung auf die Erregbarkeit. Vgl. hierüber die Physiologie der Nervenelemente und Muskelfasern *).

b) Innervation durch die äusseren Herznerven. Die aus dem Rückenmark zum letzten Hals- und ersten Brustganglion und aus dem letzteren zum Herzgeflecht tretenden Nerven bewirken bei der Reizung ihrer peripherischen Stümpfe Beschleunigung der Herzbewegungen. Denselben Erfolg hat zuweilen die Reizung des Halssympathicus; doch ist diese Wirkung inconstanter, oft fehlt sie gänzlich, manchmal schlägt sie in ihr Gegentheil um. Die Erregung des peripherischen Vagusstumpfes erzeugt stets Verlangsamung oder, bei stärkerem Reize, diastolischen Stillstand des Herzens. Die Rückenmarkszweige zum Herzgeflecht

*) Stannius, zwei Reihen physiol. Versuche, 1851. Castell, Müller's Archiv 1855. Heidenhain, ebend. 1858, Pflüger's Archiv Bd. 5. Bidder, Müller's Archiv 1852 u. 1868. Eckhard, Beiträge, 3, 4 u. 5. Bezold, Virchow's Archiv Bd. 14 u. Untersuchungen aus dem Würzburger Laboratorium, 1867. Cyon, Coats, Schmiedeberg, Luciani, Bowditsch, Kronecker, Arbeiten aus dem physiol. Institut zu Leipzig, 1866—75. Kronecker, Festgabe zu Ludwig's Jubiläum, 1875. Boehm, Studien über Herzgifte, 1871, und Pflüger's Archiv Bd. 5.

sind somit Beschleunigungsnerven, der Vagus aber ist Hemmungsnerv für die Herzbewegungen; ein Theil der Beschleunigungs- und Hemmungsfasern scheint ausserdem im Halssympathicus zu verlaufen, meist mit überwiegender Betheiligung der ersteren Nervenfasern. Durchschneidung des Vagus bewirkt Vermehrung der Pulsfrequenz; hieraus folgt, dass sich derselbe in einer dauernden (tonischen) Erregung von den Centralorganen aus befindet. Die Beschleunigungsnerven dagegen scheinen nicht in tonischer Erregung zu sein, da ihre Trennung keine merkliche Veränderung der Herzbewegungen herbeiführt. Bei gleichzeitiger Reizung der Hemmungs- und Beschleunigungsfasern erscheint im allgemeinen die Wirkung der ersteren als die überwiegende, so dass die der letzteren vollständig ausgetilgt werden kann (Bowditsch). Dies hat darin seinen Grund, dass sowohl der Eintritt der langsamen Pulsfolge, wie die Grösse der Verlangsamung durch die gleichzeitige Erregung des nerv. accelerans keine Veränderung erfährt. Hat dagegen die Acceleransreizung noch nicht ihr Ende erreicht, wenn die Vaguswirkung aufhört, so tritt nun eine Pulsbeschleunigung auf, welche so verläuft, als wenn die Acceleransreizung während ihrer ganzen Dauer ungestört gewesen wäre. Zugleich ist, sowohl bei den Interferenzversuchen wie bei der isolirten Reizung eines jeden Nerven, die Wirkung der Hemmungsfasern unabhängig von der Temperatur, während diejenige der Beschleunigungsfasern mit zunehmender Temperatur wächst (Baxt). Alle diese Thatsachen machen es zweifellos, dass die Erregungen beider Nerven nicht unmittelbar auf die erregbare Substanz des Herzens selbst, sondern auf Zwischenelemente von verwickelterer Beschaffenheit (wahrscheinlich die Ganglien) einwirken, in welchen sich die beiderlei Vorgänge nicht algebraisch summiren, sondern annähernd unabhängig von einander verlaufen. Durch Einflüsse, die vom Grosshirn ausgehen (psychische Affecte), können bald die Beschleunigungs-, bald die Hemmungsnerven überwiegend in Erregung versetzt werden: mässige Einwirkungen pflegen ersteres, starke Affecte letzteres herbeizuführen. Directe Reizung des verl. Markes bewirkt stets nur Beschleunigung der Herzbewegungen (Legallois), ebenso (in Folge der Wirkung auf die Rückenmarkszweige des Sympathicus) Reizung des Halsmarks; beide Erfolge treten auch dann noch ein, wenn der in gleichem Sinne wirkende Einfluss des Marks auf die Gefässnerven beseitigt ist (s. unten 2). Auf reflectorischem Wege dagegen, durch Reizung sensibler Nerven, pflegen vorzugsweise die Centren des Vagus erregt zu werden: so bewirkt namentlich starke Reizung des centralen Vagusstumpfes der einen Seite sowie des oberen Kehlkopfnerven, so lange der andere Vagus mit dem Herzen in Verbindung steht, Verlangsamung der Herzbewegungen (Bernstein, Aubert und Roever). Denselben Erfolg beobachtet man nach Reizung der centralen Stümpfe des Halssympathicus und des nervus splanchnicus (Bernstein). Auf der Beziehung des letzteren zum Centrum der Hemmungsreflexe beruht die starke Hemmung der Herzbewegungen, welche durch Erschütterungen der Bauchwand bewirkt

wird; beim Frosch entsteht auf diese Weise ein lange dauernder Stillstand des Herzens in Diastole (Goltz). Eine ähnliche, doch meist schwächere Hemmung beobachtet man in Folge der Reizung aller Hautnerven (Schiff). Entgegengesetzt verhalten sich nach Asp die den Muskelnerven beigemengten sensibeln Zweige: reizt man den centralen Stumpf eines Muskelnerven, so stellt sich beinahe immer Beschleunigung der Herzbewegungen ein; vielleicht hängt hiermit die regelmässig mit Muskelanstrengungen verbundene Vermehrung der Pulsfrequenz zusammen. Aehnlich den Muskelnerven scheinen die in der Lunge sich ausbreitenden sensibeln Fasern zu wirken: bläst man nämlich nach Suspension der Athmung die Lunge unter nicht allzu starkem Druck auf, so wird dadurch der Herzschlag beschleunigt; vermuthlich ist hierauf die regelmässig während der Inspiration eintretende Pulsbeschleunigung (S. 331) wenigstens theilweise zurückzuführen (Hering).

Dem Vagusstamme werden seine Herzzweige durch den nervus accessorius zugeführt. Trennt man daher den letzteren Nerven innerhalb der Schädelhöhle vom übrigen Vagusstamm, indem man ihn aus dem foramen jugulare ausreisst, so folgt eine Pulsbeschleunigung, die durch Trennung des Vagus am Halse nicht weiter vermehrt wird (Heidenhain), und nach einigen Tagen (sobald nämlich die von ihrem Centrum getrennten Acessoriusfasern abgestorben sind) hat die Reizung des Vagus am Halse keinen Einfluss auf das Herz mehr (Waller, Schiff).

Aus allen hier aufgeführten Thatsachen ergibt sich, dass das verlängerte Mark zwei Herzcentren enthält, eines für die Beschleunigungsfasern, welche zunächst im Halsmark verlaufen und dann vorzugsweise durch das letzte Hals- und erste Brustganglion zum Herzgeflecht treten, ein anderes für die Hemmungsfasern, welche in den Accessorius und durch diesen in den Halsstamm des Vagus übergehen. Beide Centren sind einerseits mit dem Grosshirn, anderseits mit sensibeln Nerven aus dem Herzen selbst (durch den Vagus) und aus andern Körperorganen in Verbindung gesetzt, daher sowohl Grosshirnerregungen (Affecte) als sensible Reize bald hemmend, bald accelerirend auf den Herzschlag einwirken können.

Der Verlauf der Erregung in den Hemmungs- und Beschleunigungsfasern des Herzens folgt insofern ähnlichen Gesetzen, als bei beiden nach dem Eintritt eines Reizes die Wirkung desselben langsamer anwächst und nach dem Aufhören desselben langsamer wieder schwindet als bei einem gewöhnlichen Muskelnerven. Erregt man den Vagus mit starken, Herzstillstand erzeugenden Inductionsstössen, so erfolgt dieser immer erst nach einem oder, wenn der Beginn des Reizes mit der Höhe der Systole zusammenfällt, sogar nach zwei weiteren Herzschlägen (Pflüger, Czermak). Wird der Nerv mit schwächeren Strömen tetanisirt, welche nur Verlangsamung des Herzschlags bewirken, so wächst diese erst während mehrerer Secunden bis zu ihrem Maximum an. Ebenso erhebt sich nach

dem Aufhören der Reizung die Pulsfrequenz nur allmälig zu ihrer früheren Höhe, um diese dann einige Zeit zu übersteigen, wahrscheinlich in Folge eingetretener Ermüdung der Hemmungsvorrichtungen. Hiervon unterscheidet sich die Erregung der Beschleunigungsfasern nur dadurch, dass sie noch langsamer anwächst und wieder verschwindet. Während nämlich auf die Hemmungsnerven immerhin schon ein instantaner Reiz (z. B. ein starker Inductionsschlag) eine merkliche Wirkung hervorbringt, die in verhältnissmässig kurzer Zeit nach der Reizung (nach 0,14—0,16", Donders) sich geltend macht, ist ein solcher auf die Beschleunigungsnerven ganz wirkungslos, und auch bei gehäufter, tetanisirender Reizung kommt die Beschleunigung regelmässig erst im Verlauf mehrerer Secunden, nachdem viele Herzpulse ungeändert abgelaufen sind, zum Vorschein, und sie dauert ebenso noch eine längere Zeit fort, nachdem die Reizung schon aufgehört hat (Ludwig u. Coats). Aus dieser Verschiedenheit des Verlaufs der Erregung erklärt sich wohl die oben bemerkte Thatsache, dass bei der Reflexerregung des Herzens von sensibeln Nerven aus in der Regel zuerst Hemmung und dann Beschleunigung der Herzschläge eintritt. In vielen Herznerven, z. B. im Vagus des Frosches, in mehreren aus dem Herzgeflecht tretenden Nerven, wahrscheinlich auch im Halsstamm des Sympathicus, sind hemmende und accelerirende Fasern gemischt. Vielleicht beruht hierauf zum Theil die Beschleunigung, welche man als Nachwirkung der bei der Reizung eines solchen Nerven eingetretenen Hemmung beobachtet (Schmiedeberg); doch kann dieselbe immerhin auch aus der nach längerer Reizung eintretenden Erschöpfung der tonischen Hemmungserregung entspringen. Ein zuverlässigeres Hülfsmittel, um die Zusammensetzung eines Nerven aus Hemmungs- und Beschleunigungsfasern zu erkennen, geben die Erscheinungen, welche nach der Einwirkung gewisser Gifte bei der Reizung der Herznerven hervortreten. Es gibt nämlich Gifte (Atropin, Nicotin, auch Curare in einem gewissen Stadium seiner Wirkung), welche die Wirkung der Hemmungsnerven auf das Herz aufheben, indem sie vielleicht entweder die Enden dieser Nerven oder gangliöse Zwischenapparate innerhalb des Herzens zerstören. Ihre Wirkung gibt sich an einer Pulsbeschleunigung zu erkennen, welche in Folge der Vagusdurchschneidung nicht weiter vermehrt und in Folge einer Reizung des peripherischen Vagusstumpfes nicht vermindert wird. An einem so vergifteten Thiere hat nun die Reizung eines aus Hemmungs- und Beschleunigungsfasern gemischten Nerven nur noch accelerirende Wirkung. Diesen Giften stehen solche gegenüber, welche die Reizbarkeit der äusseren Hemmungsnerven vergrössern, so dass eine schwache Reizung des Vagusstammes schon diastolischen Herzstillstand bewirken kann: hierher gehören im allgemeinen alle Gifte, welche eine Hemmungsreizung auf die Herzganglien selbst äussern (Veratrin, Aconitin, Upas, Digitalin, Morphin, Calabar, Muscarin, auch Nicotin im ersten Stadium). Bei einzelnen dieser Gifte ist die hemmende Wirkung innerhalb des Herzens wahrscheinlich zugleich mit einer Reizung der

centralen Hemmungscentren, also mit einer Erhöhung des Vagustonus, verbunden (Veratrin, Morphin, Digitalin), bei andern (Calabar) konnte eine solche centrale Wirkung nicht nachgewiesen werden.

Die erregenden Wirkungen des verlängerten Marks und des Rückenmarks auf die Herzbewegungen sind schon von Legallois beobachtet worden. Aber erst die Brüder Weber und Budge haben fast gleichzeitig und unabhängig von einander den Herzstillstand nach Vagusreizung gesehen. Die Ersteren wurden dadurch auf den Begriff der Hemmungsinnervation geführt, für welche noch heute der Herzvagus das ausgesprochenste Beispiel liefert. Budge dagegen stellte die Hypothese auf, der Vagus sei ein ungewöhnlich erschöpfbarer Nerv, der Herzstillstand sei also eine Ermüdungserscheinung. Diese Ansicht haben noch in neuerer Zeit Schiff und Moleschott zu stützen gesucht, indem sie sich auf Versuche mit äusserst schwachen Reizen beriefen, bei welchen nicht Verlangsamung, sondern Beschleunigung der Herzschläge eintreten sollte. Ich habe so wenig wie Pflüger, Bezold u. A. diese Resultate bestätigt gefunden, falls die Versuche unter den geeigneten Cautelen (namentlich unter Beschränkung der Reizung auf den peripherischen Stumpf des durchschnittenen Vagus) ausgeführt wurden. Auch hat Schiff selbst in neuester Zeit die Ermüdungstheorie aufgegeben, ohne sich jedoch desshalb der Hemmungstheorie anzuschliessen. Als accelerirende Nerven betrachtete Bezold theils den Halssympathicus, theils die Rückenmarkszweige zum Sympathicus. Was jedoch den Halssympathicus betrifft, so war auch in B.'s Versuchen die seiner Reizung folgende Beschleunigung der Herzschläge eine sehr unbedeutende, manchmal blieb sie ganz aus oder war sogar in ihr Gegentheil verkehrt, daher schon B. annahm, dass zuweilen Hemmungsfasern des Vagus in den Sympathicus verlegt seien. Wegen dieser Inconstanz der Resultate wird von Ludwig, Cyon u. A. die Wirkung des Halssympathicus auf das Herz überhaupt angezweifelt; sicher ist, dass sie gegenüber der accelerirenden Wirkung der weiter unten aus dem Rückenmark tretenden Herznerven kaum in Betracht kommt: während die Reizung des Halssympathicus den Herzschlag meist nur um wenige Schläge in der Minute verändert, pflegt seine Frequenz bei Reizung des Rückenmarks um 30—70 Proc. zuzunehmen. Bezold hatte zunächst nur durch Reizung des Marks diesen accelerirenden Einfluss nachgewiesen. Hiergegen zeigten nun Ludwig und Thiry, dass die in B.'s Versuchen gefundene Pulsvermehrung in der gleichzeitigen Drucksteigerung in Folge von Contraction der kleineren Arterien ihren Grund haben konnte, welche letztere durch die vom Rückenmark aus erregten Gefässnerven bewirkt wird. In der That fanden sie, dass noch dieselben Erscheinungen eintraten, wenn vor der Reizung des Rückenmarks die Herznerven galvanokaustisch zerstört waren. Nachdem durch diese Versuche die Existenz äusserer accelerirender Herznerven eine Zeit lang ganz und gar zweifelhaft geworden war, wurden die Bahnen derselben gleichzeitig durch Bezold und seine Schüler sowie durch die Brüder M. und E. Cyon zunächst beim Kaninchen nachgewiesen. Den Einfluss der Gefässinnervation eliminirten diese Forscher ganz oder zum grössten Theil, indem sie entweder das Rückenmark zwischen 1. und 2. Brustwirbel oder den Halssympathicus und Splanchnicus beiderseits durchschnitten. Im ersten Fall erfolgt, da die Gefässnerven, wenigstens grösstentheils, unterhalb dieser Schnittlinie aus dem Mark austreten, dauernde Lähmung derselben. Trotzdem

bewirkt Reizung des Halsmarks beträchtliche Steigerung der Pulsfrequenz; ebenso kann man solche durch directe Reizung des letzten Hals- und ersten Brustganglion sowie seiner Nerven hervorbringen. Zugleich geschieht diese Zunahme der Pulsfrequenz nunmehr ohne alle Druckzunahme, oder sie ist mit unbedeutenden und schwankenden Aenderungen des Drucks verbunden. Das Ausbleiben erheblicher Druckänderungen kann daher schon ein Hülfsmittel abgeben, um zu entscheiden, ob eine Pulsbeschleunigung ausschliesslich von einer directen Wirkung auf die Herzinnervation herrührt. Beim Hunde ist der Verlauf der Herznerven von Schmiedeberg auf physiologischem Wege geprüft worden. Er fand bei diesem Thier die Reizung der zum ganglion stellatum tretenden Nerven wenig wirksam, die aus dem Ganglion austretenden aber waren in etwas wechselnder Weise aus Beschleunigungs- und Hemmungsfasern zusammengesetzt. Darauf dass beim Frosch den Hemmungsfasern des Vagus Beschleunigungsfasern beigemischt seien, wurde ich schon vor längerer Zeit durch das Verhalten dieses Nerven bei der Curarevergiftung geführt, indem ich fand, dass in einem gewissen Stadium der Curarewirkung Reizung des Vagus den Herzschlag beschleunigt. Dieselbe Erscheinung wurde dann neuerdings von Bidder und Keuchel, Schmiedeberg und Truhart, Rossbach bei Atropin und Nicotin beobachtet, und von Boehm in Bezug auf Curare bestätigt. Der Letztere fand, dass bei einer bestimmten Curaredosis die Hemmungswirkung des Vagus auf das Herz der Katze gerade aufgehoben ist, und dass dann bei Hinzufügung einer weiteren kleinen Curaredosis jede Vagusreizung eine Pulsbeschleunigung bewirkt. Uebrigens scheinen nach Schmiedeberg's Versuchen Atropin und Nicotin in etwas verschiedener Weise zu wirken. Das nicotinisirte Herz kann nämlich, während es vom Vagus aus nicht mehr gehemmt wird, durch Muscarin noch in diastolischen Stillstand versetzt werden, das atropinisirte Herz dagegen wird weder durch Vagusreizung noch durch Muscarin mehr gehemmt. Hieraus ist zu schliessen, dass das Nicotin die Hemmung solcher Ganglien lähmt, die dem Stamm des Vagus näher liegen als jene, auf die das Atropin wirkt. Dafür dass die hemmende Reizung aller dieser Gifte in den Ganglienzellen ihre Angriffspunkte findet, spricht besonders der langsame Verlauf derselben; die stundenlange Dauer, welche verfliesst, bis das Muscarin Herzstillstand hervorbringt, ist nur aus einer cumulativen Wirkung, wie sie uns allein an centralen Apparaten bekannt ist, abzuleiten. Dasselbe gilt für die andern hemmenden Herzgifte, insbesondere das Digitalin. Aber auch für die Beschleunigungsfasern muss man nothwendig Ganglienzellen als Durchgangspunkte annehmen: schon die Thatsache, dass dauernde Reizung der Beschleunigungsfasern durch Inductionsströme nur vermehrte Pulsfrequenz, keinen Herztetanus hervorbringt, zeugt für diese Anschauung, die überdies durch den langsamen Eintritt der Beschleunigung und durch die lange Nachdauer der Reizung bestätigt wird. Nur in einem Fall hat man nach Reizung des Vagus beim Frosche, nachdem die Hemmungsapparate zerstört waren, einen wirklichen Herztetanus gesehen. Als nämlich Schelske durch Erwärmung auf 40° diastolischen Herzstillstand hervorgerufen hatte und nun den Vagus reizte, erfolgte Tetanus der Herzkammer. Cyon konnte jedoch einen solchen nur bei directer Reizung des Hohlvenensinus erhalten (s. oben S. 335) und vermuthet daher, dass in Sch.'s Versuchen Stromschleifen auf den letzteren stattgefunden hätten. Auf dem langsamen, wahrscheinlich durch die Einschaltung von Ganglienzellen vermittelten Verlauf der Herznervenreizung beruht jedenfalls auch theils die lange Dauer,

welche zwischen dem Eintritt des Reizes und seiner Wirkung verfliesst, theils die Erscheinung, dass im Allgemeinen zu jeder Wirkung, sei sie eine hemmende oder accelerirende, eine öfter wiederholte Reizung erfordert wird. Während die Dauer der latenten Reizung bei einem gewöhnlichen Muskelnerven im äussersten Fall wenige Bruchtheile einer Secunde beträgt, fand Donders dieselbe nach der Vagusreizung beim Kaninchen = 3,38, beim Hunde = 4,20, beim Pferde = 6,23 Sec. Ferner ermittelten Legros und Onimus, dass bei Warmblütern durchschnittlich 15—20 maximale Reizungen des Vagus in der Secunde erforderlich waren, um dauernden Stillstand des Herzens hervorzubringen; bei Kaltblütern genügten 2—3 Reizungen. Ebenso dauert es, wenn die Reizung plötzlich unterbrochen wird, meistens einige Secunden, bevor das Herz wieder zu schlagen anfängt.

Inwiefern an der Wirkung der einzelnen Herzgifte Veränderungen des centralen Vagustonus betheiligt sind, ist eine schwer zu entscheidende Frage. Traube schloss daraus, dass nach doppelter Vagusdurchschneidung die pulsvermindernde Wirkung des Digitalin weit unbedeutender ist, auf eine Erregung der centralen Vagusursprünge. Bezold und seine Schüler suchten über die Betheiligung des Vaguscentrums Aufschluss zu gewinnen, indem sie Lösungen der betreffenden Gifte, statt wie gewöhnlich durch die Vene gegen das Herz, in das peripherische Ende der Carotis injicirten. Traten dann rasch Hemmungserscheinungen auf, so glaubten sie eine Einwirkung auf das Vaguscentrum annehmen zu dürfen. Auf diese Weise fanden sie z. B., dass das Atropin, welches gegen das Herz injicirt sogleich die Hemmung herabsetzt, bei der Einspritzung nach dem Gehirn zunächst den Vagustonus vergrössert. Wo aber, wie beim Upas, Veratrin u. s. w., beiden Applicationsweisen die nämlichen Erscheinungen folgen, da bleibt natürlich der Schluss unsicher, und auch die Vagusdurchschneidung nach eingetretener Giftwirkung gibt keine hinreichend sichere Auskunft, weil sich schwer ermessen lässt, inwieweit die darauf folgende Pulsbeschleunigung dem Wegfall des normalen oder eines abnorm erhöhten Vagustonus zuzuschreiben sei. Die Hauptklassen der Herzgifte fassen wir mit Bezug auf ihre Wirkung schliesslich in folgender Uebersicht zusammen:

1) Erreger der Hemmungsapparate		2) Erreger der Beschleunigungsapparate
Muscarin	3) Zuerst Hemmung, dann Beschleunigung bewirken: Nicotin, Digitalin *, Morphin *, Calabarbohne. 4) Zuerst Beschleunigung, dann Hemmung bewirken: Veratrin *, Aconitin *, Upasgift.	Atropin * (Lähmt zugleich die Hemmungsapparate ohne vorangegangene Erregung derselben.)

Bei den Giften der Gruppe 1 wird zugleich die Erregbarkeit der äussern Hemmungsnerven, bei den Giften der Gruppe 2 die Erregbarkeit der äussern Beschleunigungsnerven vergrössert; ähnlich verhalten sich die Gifte 3 und 4 in den entsprechenden Stadien ihrer Wirkung. Der Zunahme der Erregbarkeit folgt immer früher oder später eine Lähmung nach. Bei den mit * bezeichneten Giften ist eine gleichzeitige Erregung des cerebralen Vaguscentrums nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht.

Die normale Grösse des Vagustonus lässt sich aus der Beschleunigung ermessen, welche der Puls erfährt, wenn die beiden Vagi durchschnitten oder durch Gifte gelähmt sind. Beim Menschen steigt der in der Norm 72—80 Schläge betragende Puls unter der Atropinwirkung auf 140—180, also mindestens auf die doppelte Grösse; bei Hunden wird er nach der Vagusdurchschneidung auf das 3- bis 4-fache, bei Kaninchen nur auf $^5/_4$ bis $^3/_2$ seiner normalen Zahl vergrössert (Bezold); beim Frosch erfolgt gar keine merkliche Veränderung der Pulszahl. Die Grösse des Vagustonus scheint also bei verschiedenen Organismen sehr bedeutende Abweichungen zu zeigen. Uebrigens ist diese Bestimmung für den Menschen insofern unsicher, als bei der Atropinvergiftung sich zugleich die Beschleunigungsapparate des Herzens im erregten Zustand befinden können.

Die beschleunigenden Reflexwirkungen, welche man von einzelnen sensibeln Nerven (der Muskeln, der Lunge, von Hautnerven als Nachwirkung der Hemmung) erhält, lassen im Allgemeinen eine doppelte Deutung zu: sie können entweder durch Reflex auf die Beschleunigungsfasern oder durch eine Verminderung der dauernden, tonischen Hemmung, unter welcher das Herz steht, zu Stande kommen. Bei der inspiratorischen Pulsvermehrung hält Hering die letztere Erklärung für die wahrscheinlichere, weil dieselbe ausblieb, als durch Atropinvergiftung der Hemmungstonus aufgehoben war. Hiergegen ist aber zu bemerken, dass das Atropin zwar die accelerirenden Vorrichtungen im Herzen in Gaben, welche die Wirkung der Hemmungsvorrichtungen aufheben, noch nicht alterirt, dass aber das gleiche für die centralen Knotenpunkte der Beschleunigungsreflexe nicht erwiesen ist. Bei der normalen Respiration ist die mit Erhöhung des Blutdrucks verbundene Acceleration ohne Zweifel gleichzeitig betheiligt, und letztere muss, wie wir gesehen haben, auf eine directe Erregung der beschleunigenden Vorrichtungen im Herzen selbst bezogen werden. Dass übrigens das Aufblähen der Lunge unabhängig vom Blutdruck und von einer etwaigen äusseren Wirkung auf's Herz (Dislocation u. dergl.) den Pulsschlag beschleunigt, hat Hering erwiesen, indem er bei Thieren, bei denen in Folge der Lähmung der Respirationsmuskeln durch Curare beim Aufblähen der Lunge das Einströmen des Blutes in die Brusthöhle gehindert war und daher der Blutdruck sank, ebenso bei Thieren, bei denen durch Aussaugen eines zuvor angelegten Pneumothorax der äussere Druck auf das Herz während des Aufblasens der Lunge vermindert wurde, trotzdem die Acceleration fand. Erst wenn der Druck, unter welchen durch die Ausdehnung der Lunge das Herz versetzt wird, etwa 50 Mm. Hg beim Hunde übersteigt, tritt, wie schon Ludwig und Einbrodt bei ihren S. 333 angeführten Versuchen sahen, mit der Abnahme des Drucks im Aortensystem zugleich Pulsverminderung ein *).

---

*) Legallois, expériences sur le principe de la vie, 1812. Ed. Weber, Muskelbewegung, Handwörterbuch der Physiol. Bd. 3. Budge, Archiv f. physiol. Heilk. 1846. Schiff, Moleschott's Untersuchung Bd. 6, 9 u. 11. Moleschott, ebend. Bd. 7 u. 8. Pflüger, Unters. aus dem Bonner Laboratorium 1865. Bezold, die Innervation des Herzens 1863. Ludwig u. Thiry, Wiener Sitzungsber. Bd. 49. Goltz, Virchow's Archiv Bd. 28. Traube, Unters. zur Physiol. u. Pathol. Bd. 1. Donders, Pflügers Archiv Bd. 1 u. 5. Legros et Onimus, journ. de l'anat. et physiol. 1872. Hering, Wiener Sitzungsber. Bd. 64. Czermak, Prager Vierteljahrschr. 1868 (Vagusversuch

Man hat, wie wir schon oben (S. 340) bemerkten, meistens angenommen, dass diejenigen Centralapparate im Herzen, welche hemmende Fasern aufnehmen, von jenen verschieden seien, die mit beschleunigenden Fasern in Verbindung stehen. Wie aber die räumliche Trennung solcher Centralapparate nicht nachgewiesen werden konnte, so lässt sich überhaupt eine Verschiedenheit derselben nicht beweisen. Eine Verbindung und ein wechselseitiger Einfluss verschiedenartiger solcher Centren müsste ja ohnehin angenommen werden. Es ist also offenbar viel einfacher vorauszusetzen, dass die Art, wie die äusseren Herznerven wirken, von ihrer besonderen Verbindungsweise mit den Herzganglien herrühre, von welchen letzteren übrigens ebensowohl hemmende wie erregende Wirkungen ausgehen können. Wichtige Gründe für diese Anschauung werden wir später, in der Physiol. der Centralorgane, kennen lernen. Offenbar fügt sich dieselbe auch sehr einfach den auf S. 342 erwähnten Beobachtungen von Bowditsch und Baxt über die Interferenz von Vagus- und Acceleransreizungen, sowie namentlich der Thatsache, dass durch gewisse toxische Einflüsse, wie Curare, Atropin, Nicotin, ein Nerv, der zuvor als Hemmungsnerv functionirte, vorübergehend erregende Wirkungen gewinnt. Diese Erscheinung deutet wie manche andere offenbar darauf hin, dass zur Aeusserung hemmender Wirkungen eine grössere Integrität der Nervencentren erforderlich ist als zu einer erregenden Reizung. Setzt man daher voraus, dass jeder Nerv, der sich zu den Herzganglien begibt, sowohl solche Fasern führt, die erregende, wie solche, die hemmende Wirkungen auslösen können, nur im Allgemeinen beide in verschiedener Menge, so wird es begreiflich, dass ein und derselbe Nerv je nach seinem physiologischen Zustande bald als Hemmungs-, bald als Beschleunigungsnerv erscheinen kann. Dass aber in Bezug auf die Vertheilung der Hemmungs- und Beschleunigungsnerven Schwankungen vorkommen, darauf deuten manche Erscheinungen hin. So fand A. B. Meyer, dass bei der Schildkröte nur die Reizung des rechten Vagus hemmend, die des linken aber accelerirend wirkt. Boehm beobachtete bei der Katze, dass sich nach Curarevergiftung nur bei Reizung des rechten Vagus eine Pulsbeschleunigung erzielen liess, nicht des linken.

Pulsfrequenz beim Menschen. Die Häufigkeit der Herzschläge in einer gegebenen Zeit ist im Allgemeinen von den soeben erörteten Verhältnissen der Innervation abhängig. Inwieweit im gegebenen Fall die einzelnen oben namhaft gemachten Factoren eine normale oder unter der Einwirkung störender Ursachen eine abnorme Pulsfrequenz bestimmen, ist eine schwierige, oft nicht zu beantwortende Frage, da eine und dieselbe Erscheinung aus sehr verschiedenen Ursachen entspringen kann. So kann z. B. eine Verlangsamung des Herzschlags ebensowohl durch Erregung der hemmenden wie durch Lähmung der excitirenden Centren im Gehirn oder im Herzen selbst bedingt sein; diese verschiedenen Ursachen können zusammenwirken, und jede derselben kann wieder

---

beim Menschen durch Compression der Carotiden). Heidenhain, Studien des physiol. Instituts zu Breslau, 3. Wundt, Verh. des natur-hist. med. Ver. zu Heidelberg 1859. Schelske, die Erregbarkeit der Nerven durch die Wärme, 1860. A. B. Meyer, das Hemmungsnervensystem 1869. M. u. E. Cyon, Asp, Schmiedeberg, Bowditsch, Baxt, Berichte aus der physiol. Anstalt zu Leipzig, 1867—76. Ausserdem vgl. die auf S. 332 citirten Abhandlungen.

von mannigfaltigen Verhältnissen abhängen. Es ist daher erklärlich, dass wir die normalen Schwankungen der Pulsfrequenz nach Geschlecht, Alter, Tageszeit, Nahrungsaufnahme u. s. w. bis jetzt nicht auf ihre Ursachen zurückführen können, und dass wir uns hinsichtlich der pathologischen Abweichungen zumeist auf Hypothesen angewiesen sehen. Nach Rameaux nimmt mit zunehmender Körperlänge die Pulsfrequenz ab. Der Puls der Frauen ist schneller als derjenige der Männer. Bis gegen das 20. Lebensjahr sinkt der Puls mit zunehmendem Alter, nach Volkmann im Mittel von 134 (im 1. Lebensjahr) bis auf 70 (im 22. Lebensjahr), später nimmt er dann wieder etwas zu (79 im 80. Lebensjahr). Ein Aderlass steigert die Pulsfrequenz. Ebenso wirkt nach Lichtenfels und Fröhlich das Tragen von Gewichten und noch mehr Ermüdung in Folge von Muskelanstrengungen. Ueber die Abhängigkeit der Pulsfrequenz von der Tageszeit und von der Nahrungsaufnahme haben Fröhlich und Lichtenfels Untersuchungen angestellt. Um die Abhängigkeit von der Tageszeit, unabhängig von der Nahrung, zu erhalten, bestimmten sie die stündliche Pulsfrequenz an Hungertagen. Dieselbe sank vom Morgen (10 Stunden nach der letzten Nahrung) an bis gegen Mittag sehr rasch und erhob sich dann wieder langsamer und nur um wenig Schläge bis gegen Abend. Sehr bedeutend wird dieser Verlauf durch die Nahrungsaufnahme geändert. Unmittelbar nach dem Frühstück steigt die Pulsfrequenz sehr schnell auf ihr Tagesmaximum, dann sinkt sie langsam bis Mittag. Unmittelbar nach dem Mittagessen steigt sie wieder, aber langsamer und nicht so hoch als am Morgen. Hierauf fällt sie bis zum Abendbrod, um nach diesem nochmals anzusteigen. Dieser Verlauf wird natürlich durch die Verlegung der Mahlzeiten abgeändert. Ebenso ist die Beschaffenheit der Nahrung auf die Raschheit und Grösse des Ansteigens von Einfluss *).

2) Innervation der Blutgefässe. Die Arterien und Venen enthalten gleich dem Herzen theils in ihrer eigenen Wandung Ganglien, die als Centren der Innervation functioniren, theils empfangen sie von aussen Nerven, deren Erregung auf den Zustand des Gefässrohrs von Einfluss ist. Dieser inneren und äusseren Innervation sind vorzugsweise die kleinen Arterien unterworfen; das Lumen der Venen ist wegen der geringeren Ausbildung ihrer Muskelhaut, das Lumen der grössten Arterien, wie der Aorta, wegen der reichlichen Beimengung elastischer Platten, nur unbedeutender Aenderungen fähig.

a) Innervation durch die Wandganglien. Auf sie führt man die Erscheinungen zurück, welche bei directer Reizung der Gefässwände sich einstellen, sowie diejenigen Aenderungen des Lumens, welche nach der Trennung aller äusseren Gefässnerven noch fortdauern. Verfolgt man an durchsichtigen Theilen (z. B. am Mesenterium, an der Schwimmhaut des Frosches) mikroskopisch die Wirkungen, welche mechanische, elektrische oder chemische Reize eines Gefässbezirks hervorbringen, so sieht man in der Regel zunächst eine Verengerung der Arterien, oft bis fast zum Verschwinden ihres Lumens erfolgen, während die Capillaren und Venen passiv, durch

*) Volkmann, Hämodynamik. Fröhlich und Lichtenfels, Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. 3.

das aus den Arterien in sie getriebene Blut, sich füllen. Dieser Verengerung, die manchmal sehr schnell vorübergeht, folgt eine Erweiterung des Arterienrohrs, welche immer längere Zeit andauert, und während deren die Blutbewegung im ganzen Gefässbezirk, namentlich in der Capillarbahn, in's Stocken geräth, wobei dann die in §. 57 und 61 geschilderten Auswanderungen farbloser und mitunter auch gefärbter Blutkörper zur Beobachtung kommen. In selteneren Fällen tritt sogleich bei Einwirkung des Reizes die Erweiterung ein (Cl. Bernard). Theils hieraus, theils aus der langen Dauer der auf eine kurz dauernde primäre Contraction erfolgenden Erschlaffung der Arterien, welche dieselbe nicht als eine Ermüdungserscheinung betrachten lässt, schliesst man, dass den Ganglien, welche sich in den Gefässwandungen befinden, ähnlich den Ganglien des Herzens, die Rolle peripherischer Centralapparate zukommt, welche sich im Allgemeinen in einer dauernden Erregung befinden. Diese dauernde Erregung kann nun, wie es scheint, durch äussere Einwirkungen auf die Gefässwände bald verstärkt bald aber gehemmt werden: im ersten Fall beobachtet man Verengerung, im zweiten Erweiterung des Gefässlumens. Wie es scheint, besitzen aber diese peripherischen Centralapparate eine geringere Selbständigkeit als im Herzen: denn die normalen Aenderungen des Gefässlumens, welche wir unten als eine den rhythmischen Herzbewegungen analoge Erscheinung kennen lernen werden, erlöschen nach der Durchschneidung der Gefässnerven; doch sieht man sie nach mehreren Tagen in schwächerem Grade sich wieder einstellen (Roever).

b) Innervation durch die äusseren Gefässnerven. An vielen Arterien, z. B. an den Ohrarterien des Kaninchens (Schiff), an den Gefässen des Mesenteriums und der Schwimmhaut vom Frosche (Saviotti), beobachtet man langsam abwechselnde Verengerungen und Erweiterungen. Diese Bewegungen, in welchen übrigens kein gleichförmiger Rhythmus stattfindet, sind augenscheinlich analog den rhythmischen Herzbewegungen. Nach Durchschneidung der äusseren Gefässnerven hören sie für eine längere Zeit auf, stellen sich dann aber allmälig wieder ein. Abgesehen von diesem rhythmischen Wechsel sind die Gefässnerven in einer dauernden Erregung begriffen, welche darin sich geltend macht, dass sich nach ihrer Durchschneidung die Lichtung der kleinen Arterien bedeutend erweitert, bei Reizung ihrer peripherischen Stümpfe aber verengt. Ausser den verengernden oder erregenden führen wahrscheinlich alle Gefässnerven, wie Schiff zuerst hervorhob, noch erweiternde oder hemmende Fasern, deren Wirkung bei der Reizung der Nerven aber nur unter gewissen Bedingungen zur Geltung kommt, z. B. im Verlaufe des Absterbens, indem die erregenden Fasern rascher abzusterben scheinen, ferner bei der Summation langsam auf einander folgender Reize, bei Erhöhung der Temperatur, bei gewissen psychischen Reizen, wie Scham, Zorn u. dgl. Auch in dieser Beziehung gleichen also die Gefässnerven den Herznerven, welche ebenfalls aus erregenden und hemmenden Fasern bestehen. Ohne Zweifel sind aber auch

hier nicht die Nervenfasern selbst functionell verschieden, sondern die Verschiedenheit ihrer Wirkung beruht wohl nur auf der Art ihrer Verbindung mit den peripherischen Endapparaten, den Wandganglien, in welche sie zunächst eintreten, und deren tonische Erregung hiernach durch die in den Nervenfasern zugeleitete Reizung entweder verstärkt oder aber herabgesetzt werden kann. Den Gefässen des Kopfes wird ihre äussere Innervation durch den Halssympathicus und Rückenmarkszweige (nervi auriculares), den Gefässen der Extremitäten durch die sympathischen Geflechte der Gefässwandungen und durch Zweige aus den plexus brachialis und ischiadicus, den Unterleibsgefässen durch die nervi splanchnici zugeführt. Sobald in Folge von Durchschneidung dieser Nerven ausgebreitete Gefässerweiterungen stattfinden, gibt sich dies durch ein Sinken des Blutdrucks in der Aorta und den aus ihr entspringenden grossen Arterien zu erkennen, während ausgebreitete Gefässverengerungen in Folge von Reizung der Gefässnerven ein ebenso hohes Steigen des Blutdrucks zur Folge haben. Am stärksten ist in dieser Beziehung die Wirkung der nervi splanchnici, zu deren Reizung oder Durchschneidung die Reizung oder Durchschneidung der übrigen Gefässnerven keine merkliche Druckänderung mehr hinzufügt (Bezold). Ein viel geringeres Contractionsvermögen als die Arterien der Haut und der Unterleibseingeweide besitzen die Muskelarterien, so dass, wenn die ersteren bis zum Verschwinden ihrer Lichtung contrahirt sind, durch die letzteren noch der Abfluss nach den Venen stattfinden kann (Ludwig und Hafis). Mit der Drucksteigerung im Aortensystem, welche auf ausgebreitete Reizung der Gefässnerven eintritt, ist zugleich eine Beschleunigung des Blutstroms in den Arterien und Venen verbunden; letztere ist wahrscheinlich durch die Zunahme der Druckdifferenz zwischen Arterien und Venen verursacht, die sich einstellt, weil das in Folge der Verengerung der grossen Arterien stärker gefüllte Herz auch energischer arbeitet (Heidenhain, Slavjansky und Ludwig).

Ausser durch directe Reizung können die Gefässnerven auch auf reflectorischem Wege, durch Reizung sensibler Nerven, erregt werden. Hierbei kann entweder eine länger dauernde Verengerung der Arterien, der erst später Erweiterung nachzufolgen pflegt, oder aber eine sogleich oder nach verschwindend kurzer Contraction eintretende Erweiterung die Folge der Reizung sein. In der Regel erweitern sich die Gefässe derjenigen Hautpartie, deren sensible Nerven gereizt werden (so z. B. die Ohrarterien bei Reizung des n. auricularis, die Fussarterien bei Reizung des n. dorsalis pedis), während die übrigen Körperarterien sich contrahiren, daher Drucksteigerung im Aortensystem die gewöhnliche Folge der sensiblen Reizung ist (Lovèn). Nur einige Empfindungsnerven machen hiervon eine Ausnahme: so der aus dem Vagus stammende nervus depressor (S. 334), welcher von der mit ausgebreiteten Gefässerweiterungen verbundenen Druckerniedrigung, die bei Reizung seines centralen Stumpfes eintritt, den Namen führt (Ludwig und Cyon), und der Stamm des Vagus unterhalb des

Depressorursprungs (Bezold u. Dreschfeld). Nach allen diesen Thatsachen ist anzunehmen, dass, ähnlich wie die Herznerven aus beschleunigenden und hemmenden, so die Gefässnerven aus verengernden und erweiternden (pressorischen und depressorischen) Fasern sich zusammensetzen. Hiermit stimmt überein, dass bei der dauernden centralen Reizung der meisten sensibeln Nerven (mit Ausnahme der oben genannten rein depressorischen) wellenförmige Schwankungen des Blutdrucks eintreten, nämlich zuerst Zunahme, dann Abnahme, Wiederzunahme u. s. w., bis endlich, nachdem die Wellen immer kleiner geworden, die Reizung wirkungslos ist (Latschenberger und Deahna). Zugleich scheinen diese Erscheinungen anzudeuten, dass in den meisten Nerven die pressorischen und depressorischen Fasern in ziemlich gleichmässigem Mengenverhältniss vorkommen. Dass die pressorische Wirkung zuerst einzutreten pflegt, kann möglicher Weise in den centralen Reflexvorrichtungen seinen Grund haben.

Die Centren für die tonische und reflectorische Verengerung der Gefässe (die pressorischen Centren) liegen im verlängerten Marke oberhalb des calamus scriptorius (Owsjannikow), und zwar in einem dem oberen Theil der Seitenstrangreste angehörigen grauen Kern, welcher als unterer Theil der oberen Olive bezeichnet wird. Beim Kaninchen ist dieser Kern 2—2$^1/_2$ Mm. von der Mittellinie entfernt, 3 Mm. lang und 1—1$^1/_2$ Mm. breit; beim Menschen liegt er an der inneren Seite des Facialisaustritts (Dittmar). Bei der Reizung dieses Gebietes verengern sich die Körperarterien, nach seiner Zerstörung erweitern sie sich bleibend, und Reizung sensibler Nerven bewirkt nun keine Veränderungen des Gefässlumens und des Blutdrucks mehr. Dagegen können noch durch Reizungen des Rückenmarks bis zum 11. Brustwirbel herab ausgebreitete Gefässcontractionen mit Drucksteigerung erzeugt werden, und zwar ist die letztere gleich gross, ob das Rückenmark unterhalb des 2. Brustwirbels durchschnitten und gereizt, oder ob das unversehrte Halsmark gereizt wird. Hieraus ist zu schliessen, dass mindestens sämmtliche pressorische Fasern der Gefässnerven zwischen dem 2. und 11. Brustwirbel das Rückenmark verlassen (Bezold). Da die depressorischen Reflexcentren vorzugsweise mit den Ursprungspunkten des Vagus zusammenhängen, so ist es wahrscheinlich, dass auch sie in der medulla oblongata ihre Lage haben, doch ist diese bis jetzt nicht mit Sicherheit ermittelt.

Wie das Herz, so können auch die Gefässe und die Centren der Gefässnerven durch gewisse Gifte gereizt oder gelähmt werden. Doch ist es schwierig, diese Wirkung von der gleichzeitigen auf die Herzganglien zu trennen. Nur die Lähmung des cerebralen Gefässnervencentrums lässt sich daran leicht constatiren, dass nach der gleichzeitigen Trennung oder Lähmung der Herznerven sensible Nervenreize keine reflectorische Gefässverengerung und Drucksteigerung mehr bewirken. Auf diese Weise sind z. B. Atropin (Surminsky) und Chloral (Rajewsky und Hammarsten) als zunächst erregende und dann lähmende Gefässgifte nachgewiesen.

Wahrscheinlich äussern alle Gifte, welche die Centren der Herzinnervation zuerst erregen und dann paralysiren, auf die Gefässe die nämliche Wirkung. Hiervon ist wohl zu einem grossen Theil die anfängliche Steigerung und spätere Senkung des Blutdrucks abhängig, welche man bei der Einverleibung von Digitalin, Veratrin, Calabar u. s. w. beobachtet.

Die Centren der tonischen Erregung können ausser auf mechanischem, elektrischem Wege u. s. w. auch durch jene Veränderungen der Blutmischung gereizt werden, durch welche das mit zureichendem Sauerstoff versehene Blut in sauerstoffarmes (dyspnoisches) Blut übergeht. Suspension der Athmung bewirkt daher, so lange jenes Centrum nicht zerstört ist, sogleich Verengerung der kleinen Arterien mit beträchtlicher Drucksteigerung in der Aorta (Thiry) und mit zunehmender Stromgeschwindigkeit (Heidenhain). Hierbei ist die Drucksteigerung keine continuirliche, sondern sie geht in langsamen Schwankungen vor sich (Traube), welche unabhängig vom Herzen, nach Ausschaltung desselben aus dem Kreislauf, und im selben Rhythmus erfolgen, den die suspendirten Athembewegungen innehielten (Hering). Letztere Erscheinungen machen es wahrscheinlich, dass auch im normalen Verlauf der Functionen das tonische Gefässcentrum von dem Athemcentrum aus in einer rhythmischen Erregung gehalten wird, durch welche die Arterien wechselnde Verengerungen und Erweiterungen erfahren, die den Athembewegungen synchronisch sind. Hierin gibt sich eine vielleicht nicht unwichtige Betheiligung der Gefässinnervation an der Blutbewegung zu erkennen, eine Betheiligung, welche überdies durch die Erscheinungen, die nach der Ausschaltung des Herzens im Gefässsystem eintreten, bestätigt wird. Hat man beim Frosch diese Operation ausgeführt, so zeigt sich, dass die in den Arterien enthaltene Blutmasse allmälig in die grossen Venen bewegt wird (Goltz), und beim Säugethier tritt die in Folge der aufhörenden Herzaction sich einstellende Druckgleichheit im Gefässsystem schneller ein, wenn das Gefässnervencentrum erhalten, als wenn es zerstört ist (Bezold und Gscheidlen). Diese hämodynamische Wirkung der Gefässinnervation kann man entweder mit Bezold so erklären, dass man annimmt, die Verengerung schreite in Form einer peristaltischen Welle fort, oder, was wahrscheinlicher sein dürfte, man kann sie auf die beschleunigte Strömung beziehen, welche in Folge der erhöhten Druckdifferenz zwischen Arterien- und Venensystem durch die offenbleibenden arteriellen Gebiete (namentlich der Muskeln) stattfindet.

Unsere Kenntnisse über die äussere Innervation der Blutgefässe verdanken wir fast ganz der experimentellen Forschung der letzten Jahre. Der Einfluss der Durchschneidung und Reizung des Sympathicus auf die Gefässe des Ohrs wurde zuerst von Bernard entdeckt. Schiff beobachtete dann die langsamen (meist nur 3—5mal in der Minute) auftretenden Pulsationen am Kaninchenohr; bei Reizung sensibler Nerven sah er einen diastolischen Stillstand derselben eintreten; wie Eckhard behauptet, soll jedoch hierbei stets der Erweiterung eine

Verengerung vorausgehen. Nach Durchschneidung aller Gefässnerven sah Schiff zwar eine Zeit lang die rhythmischen Contractionen aufhören, sich aber später wiederum einstellen. Aehnliche Contractionen beobachtet man an den Schwimmhautarterien des Frosches. Hier sollen sie nach Nussbaum in Folge der Zerstörung des Rückenmarks dauernd verschwinden, was aber von Huizinga nicht bestätigt werden konnte. Wahrscheinlich hängen mit jenen nach der Trennung aller Gefässnerven noch eintretenden periodischen Gefässcontractionen zum Theil auch die Erscheinungen zusammen, welche Ludwig und Mosso beobachteten, als sie ein ausgeschnittenes Organ, die Niere, künstlich von Blut durchströmen liessen und mittelst des auf S. 326 angegebenen Plethysmographen die eintretenden Volumänderungen beobachteten. Dem zuerst eingetriebenen Blute setzt das Organ, ohne Zweifel vermöge der postmortalen Gefässverengerung, einen grossen Widerstand entgegen. Ist der Strom im Gange, so schwillt die Niere an; es stellen sich dann aber periodische Zu- und Abnahmen des Volumens ein, welche periodische Contractionen der Gefässe, deren Erregbarkeit durch die Berührung mit dem Blute lange erhalten bleibt, wahrscheinlich machen.

Wie diese nach der Trennung gewisser Gefässbezirke von den Centralorganen noch zurückbleibenden Erscheinungen auf selbständige peripherische Centralapparate innerhalb der Gefässwände hindeuten, so ist dies auch mit den unmittelbar nach der Durchschneidung sowie nach der Reizung durchschnittener Nerven eintretenden Veränderungen der Fall. In der Regel beobachtet man zunächst nach der Nervendurchschneidung Erweiterung der Gefässe, worauf die Reizung des peripherischen Nervenstumpfes Verengerung zur Folge hat. Besonders energisch verengern sich in dieser Weise die Gefässe des Kopfes bei Reizung des Halssympathicus (Cl. Bernard), die Gefässe des Darms bei Reizung des Splanchnicus, während zugleich der Blutdruck im Aortensystem in Folge der peripherischen Widerstände bedeutend zunimmt (v. Basch). Meistens betrachtete man daher die vasomotorischen Nerven überhaupt als verengernde und hielt jede Gefässerweiterung für eine passive, obgleich Schiff schon längst behauptet hatte, dass es auch eine active Dilatation und gefässerweiternde Nerven gebe. Erst in neuester Zeit hat man sich dieser Auffassung allgemeiner zugewandt, durch verschiedene Beobachtungen veranlasst. So beobachtete Vulpian, dass Reizung des Zungenastes vom Trigeminus und des Glossopharyngeus Erweiterung der Zungengefässe erzeugt, Eckhard zeigte, dass die Reizung gewisser Sacralnerven Erection bewirkt, Goltz und Freusberg fanden, dass Durchschneidungen des Rückenmarks sowohl wie des nerv. ischiadicus eine wachsende Blutfülle und Temperaturzunahme der hinteren Extremitäten herbeiführten, wenn sie mehrmals nach einander, von oben nach unten fortschreitend, vorgenommen wurden, was sich anscheinend nur durch eine Cumulation von Reizwirkungen erklären lässt. Auch die Beobachtung von W. Sadler, dass die nach Durchschneidung der Muskelnerven herabgesetzte Geschwindigkeit des Blutstroms in den Muskeln in Folge der Reizung der durchschnittenen Nerven plötzlich zunimmt, gehört wahrscheinlich hierher. Da diese Beschleunigung auch dann noch eintrat, wenn die Muskeln an der Verkürzung verhindert waren, so kann sie schwerlich mit der Muskelcontraction zusammenhängen, obgleich Pflüger auch in diesem Fall eine austreibende Wirkung der Muskelzuckung auf die in den Muskelvenen angehäuften Blutgerinnsel vermuthet. Endlich glaubte Goltz constatiren zu können, dass auch die elektrische Reizung des peripherischen

Stumpfes vom Ischiadicus sogleich Erweiterung der Gefässe und Temperaturzunahme der Pfote beim Hunde herbeiführe, ein Resultat, welches allerdings mit den am Halssympathicus gemachten Beobachtungen im directen Widerspruch steht. Auch wiesen Putzeys und Tarchanoff nach, dass jener Erweiterung der Gefässe der Hinterextremitäten stets eine Verengerung vorhergehe. Die hiermit wieder rege gewordenen Zweifel an der Existenz gefässerweiternder Nerven wurden endlich durch die Versuche von Heidenhain und Ostroumoff beseitigt, mit denen die gleichzeitig gewonnenen Resultate von Kendall und Luchsinger in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen. Aus denselben ergibt sich, dass im Allgemeinen wahrscheinlich jeder Gefässnerv gleichzeitig erregende und hemmende, d. h. verengernde und erweiternde Fasern führt. Reizt man nämlich den peripherischen Stumpf eines Nerven unmittelbar nach der Durchschneidung, so erfolgt regelmässig eine langdauernde Contraction der Gefässe. Reizt man ihn aber längere Zeit nach der Durchschneidung, so tritt sogleich Erweiterung ein. Die plausibelste Deutung dieser Thatsachen ist offenbar die, dass bei der nach der Durchschneidung eintretenden Degeneration der Nerven die hemmenden Fasern später ihre Function einstellen als die erregenden. Ausserdem beobachteten sowohl Ostroumoff wie Luchsinger, dass Reize, die in längeren Pausen auf einander folgten, leichter Erweiterung, tetanisirende Reize dagegen Verengerung herbeiführten. Alle diese Erscheinungen kann man sich am einfachsten durch die Annahme peripherischer Centralapparate verständlich machen, als welche vermuthlich die in den Gefässwandungen liegenden Ganglienzellen anzusprechen sind, und welche, ähnlich den peripherischen Herzcentren, in doppelsinniger Weise mit den zu ihnen tretenden Nerven verbunden sind, so zwar, dass die Reizung gewisser Nervenfasern die dauernde Erregung dieser Ganglien vergrössert, also erregend wirkt, die Reizung anderer jene Erregung herabsetzt, wahrscheinlich indem sie die Widerstände der Erregung anwachsen lässt, also hemmend wirkt.

Dass bei Reizung des Rückenmarks die Arterien der Froschschwimmhaut sich verengern, hat zuerst Pflüger gefunden. Ludwig und Thiry stellten bei Säugethieren die ausgebreiteten Gefässverengerungen fest, die hier in Folge von Reizung des Halsmarks eintreten, und aus denen das von Bezold zuerst irrthümlich auf eine geänderte Herzinnervation bezogene Anwachsen des Blutdrucks und der Pulsfrequenz erklärt werden muss. Uebrigens konnten schon Ludwig und Thiry und später auch Asp keine constante Beziehung zwischen der Pulsfrequenz und der durch die Arterienverengerung erzeugten Druckvermehrung finden. Der Letztere beobachtete im Gegentheil nach der Reizung sowohl des centralen wie des peripherischen Splanchnicusstumpfes eine mit der Druckzunahme verbundene Minderung der Pulsfrequenz: er führt dies darauf zurück, dass die in beiden Fällen (im ersten reflectorisch, im zweiten direct) erzeugte Gefässverengerung im Gehirn eine Erregung des Vaguscentrums bewirke, welche den Pulsschlag ermässige; doch blieb die Erscheinung auch nach der Durchschneidung beider Vagi noch in schwachem Grade fortbestehen, vielleicht weil hemmende Fasern in andern (sympathischen) Bahnen unversehrt geblieben waren. Die auf S. 338 als Folge der Drucksteigerung angegebene Vermehrung der Pulsfrequenz tritt dagegen nach Bezold ausnahmslos ein, wenn zuvor alle äusseren Herznerven zerstört sind. Goltz machte endlich in Versuchen am Frosch zuerst auf die hämodynamischen Wirkungen der Gefässinnervation aufmerksam, welche

in den Blutdruckversuchen von Bezold und Gscheidlen, Thiry, Traube und Hering eine weitere Bestätigung fanden. Die wichtigen reflectorischen Beziehungen des Gefässnervencentrums wurden hauptsächlich durch die Arbeiten von Lovèn sowie von Ludwig und Cyon aufgedeckt. Die Lage des Centrums der Gefässnerven wurde dann unter Ludwig's Leitung zuerst von Owsjannikow im Allgemeinen begrenzt und dann von Dittmar näher bestimmt*).

Durch die sensibeln Fasern des Depressor und des Vagusstammes, welche sich im Herzen ausbreiten, wird wahrscheinlich eine Wechselwirkung zwischen Herz- und Gefässinnervation vermittelt, der eine wichtige compensatorische Bedeutung zukommen dürfte. Indem die bei starker Herzerregung eintretende Reizung jener Fasern ausgiebige Erweiterungen der Arterien mit Senkung des Blutdrucks herbeiführt, muss einerseits die in Folge gesteigerter Herzarbeit erfolgende Druckzunahme in den Arterien compensirt, anderseits auf die Herzarbeit selbst durch erleichterten Abfluss aus dem Herzen ermässigend gewirkt werden. Da die sensibeln Nerven der Körpermuskeln sich gleich den Nerven des Herzmuskels verhalten, so findet dasselbe Princip auf diejenige Steigerung der Herzaction, welche gesteigerte Muskelarbeit begleitet, in erhöhtem Grad seine Anwendung. Mit dieser Compensation im gleichen Sinne wirkt die schon bei der Herzinnervation besprochene zwischen den sensibeln und den hemmenden Vagusfasern: dadurch werden bei verstärkter Herzaction mit den depressorischen Fasern für die Gefässe auch die hemmenden für das Herz selbst reflectorisch erregt werden, so dass das Herz auf doppeltem Wege den Gefahren steuert, die aus seiner gesteigerten Energie hervorgehen. Eine andere Compensationsvorrichtung liegt vermuthlich in den entgegengesetzten Reflexwirkungen, welche von der Reizung sensibler Nerven einerseits auf die Gefässnerven, anderseits auf die Herznerven stattfinden. Starke Erregung sensibler Hautnerven erregt die pressorischen Fasern der Gefässe und die depressorischen des Herzens: die durch erstere bewirkte Drucksteigerung wird hier compensirt durch die ermässigte Herzaction. Der Kreis dieser Compensationseinrichtungen wäre ein vollständiger, wenn sich herausstellen sollte, dass die sensibeln Muskelnerven, welche die accelerirenden Fasern des Herzens erregen, mit den Gefässen durch einen Hemmungsreflex verbunden seien.

---

*) Bernard, le grand Sympathique, 1854. Schiff, Arch. f. physiol. Heilk. 1854 und Unters. zur Physiol. des Nervensystems 1858. Saviotti, Virchow's Archiv Bd. 50. Goltz, ebend. Bd. 29. Ludwig und Thiry, Wiener Sitzungsber. Bd. 49. Ludwig (Cyon, Lovèn, Asp, Hafiz, Owsjannikow, Sadler, Slavjansky, Mosso, Dittmar, v. Basch) physiol. Institut zu Leipzig 1866—76. Bezold (Stezinsky, Bever, Breymann, Dreschfeld, Gscheidlen), Unters. aus dem physiol. Laboratorium zu Würzburg, 1. Heidenhain, Pflüger's Archiv Bd. 3 und 5. Riegel, ebend. Bd. 4. Thiry, Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 1. Hering, Wiener Sitzungsber. Bd. 60. Goltz, Pflüger's Archiv Bd. 9 und 11. Huizinga, ebend. Bd. 11. Ostroumoff, ebend. Bd. 12. Luchsinger, ebend. Bd. 13 und 14. Latschenberger und Deanah, ebend. Bd. 12. Schiff, lo Sperimentale 1875. Eckhard, Beiträge Bd. 7. Putzeys und Tarchanoff, du Bois Reymond's Arch. 1874.

Ausser den bis jetzt besprochenen Wirkungen der Gefässinnervation, nämlich 1) ihrer hämodynamischen und 2) ihrer compensatorischen gegenüber der Herzinnervation, hat dieselbe noch 3) eine regulatorische Bedeutung für den Blutstrom, indem durch die in Folge directer Gefässreizung oder sensibler Nervenreizung erzeugten Verengerungen und Erweiterungen der kleinsten Arterien die örtliche Blutvertheilung fortwährenden Aenderungen unterworfen ist. So ist regelmässig die Function der Organe, z. B. die Secretion der Drüsen, die Arbeit der Muskeln, von localer Hyperämie der functionirenden Organe begleitet. Wird die reflectorische Gefässerweiterung dauernd, so geht der Process in die pathologische Hyperämie und Entzündung über.

3. Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn.

Die Veränderungen, welche das Blut bei seiner Bewegung durch die einzelnen Körpertheile erleidet, werden, insoweit sie mit anderweitigen Verrichtungen in unmittelbarem Zusammenhang stehen, bei den betreffenden Functionen näher betrachtet werden. Hier haben wir uns daher nur zu beschäftigen 1) mit den allgemeinen Veränderungen, welche das Blut in Folge des Stoffwechsels der Gewebe erfährt (arterielles und venöses Blut) und 2) mit den Blutveränderungen in einzelnen Organen (Blutgefässdrüsen, Leber), als deren wesentliche Function die Blutmetamorphose erscheint.

Von den in andern Kapiteln zu besprechenden Blutveränderungen sind vorzugsweise die Veränderungen durch die Nierenausscheidung (§. 34 u. f.) und die Muskelfunction (s. Physiol. der Nerven u. Muskeln) hervorzuheben. Im Ganzen aber ist die Physiologie der Blutveränderungen ein noch wenig angebautes Gebiet. Die besonderen Eigenthümlichkeiten des Venenblutes der meisten Organe sind noch unbekannt, so dass lediglich die allgemeinen Unterschiede des Arterien- und Venenblutes für sie zutreffen. Einige functionelle Blutveränderungen, welche jedoch bis jetzt nur hinsichtlich der physikalischen Eigenschaften des Blutes festgestellt sind, haben wir bei den Verrichtungen der Verdauungsdrüsen (§. 47, 50, 54) bereits kennen gelernt.

§. 74. Arterielles und venöses Blut.

Das aus der linken Herzkammer den sämmtlichen Körperorganen zuströmende arterielle Blut ist eine Flüssigkeit von überall gleichartiger Zusammensetzung. Die Beschaffenheit des venösen Blutes dagegen wechselt nach den Organen, von welchen es herstammt. Die wichtigeren dieser Unterschiede des Venenblutes werden wir bei dem Stoffwechsel der betreffenden Organe (Leber, Milz, Niere u. s. w.) kennen lernen; hier beschränken wir uns auf die allgemeinen Differenzen, wie sie sich aus der Vergleichung des im rechten Herzen enthaltenen gemischten Venenblutes mit dem Blute der Arterien ergeben.

Das arterielle ist von dem venösen Blute sogleich an seiner helleren Farbe zu unterscheiden; ausserdem ist das letztere dichroitisch, es erscheint in durchfallendem Lichte schwarzroth, in auffallendem grünlich. Seine Temperatur ist um 0,1 — 0,6° C. wärmer als diejenige des arteriellen (s. §. 90). In chemischer Beziehung unterscheiden sich beide durch ihren Gasgehalt und ihre Gerinnungszeit. Nach Schöffer und Ludwig enthält in 100 Volumtheilen:

	N	Θ	$C\Theta_2$	Unterschied des Θ —	der $C\Theta_2$
das Arterienblut	2,04	14,61	29,99	5,56	4,41
das Venenblut	1,32	9,05	34,40		

Das Fibrin scheidet sich aus arteriellem Blute rascher ab als aus venösem. Dieser Unterschied liegt aber zum grössten Theil, wenn nicht ausschliesslich, in seinem grösseren Θ-Gehalt begründet, da der Θ, indem er die Fibringeneratoren vollkommener löst, zugleich ihre Ausscheidung begünstigt, daher auch das venöse Blut durch Zufuhr von Θ rascher gerinnend wird. Nach älteren Analysen soll ausserdem das arterielle Blut mehr Fibrin, Wasser, Extractivstoffe, Zucker und Salze, weniger Blutkörper und Harnstoff als das venöse enthalten. Die Blutkörper des arteriellen Blutes sollen endlich reicher an Wasser, Hämatin und Salzen, dagegen ärmer an Globulin und Fett sein (Lehmann). Diese Angaben entbehren aber wegen der Unvollkommenheit der analytischen Methoden noch der hinreichenden Sicherheit.

Die Unterschiede im Gasgehalt des Arterien- und Venenblutes können auf eine doppelte Ursache zurückgeführt werden: 1) auf die Oxydationsprocesse innerhalb des Blutes selber, da, wie wir gesehen haben, schon im stehenden Blute die $C\Theta_2$ auf Kosten des Θ zunimmt, und 2) auf die Oxydationen, welche in der Capillarbahn durch die Wechselwirkung des Blutes mit den Geweben stattfinden. Jedenfalls ist das letztere Moment von weitaus überwiegender Bedeutung. Dies geht theils daraus hervor, dass nach dem Verschluss der Luftwege das Blut rasch seinen sämmtlichen Θ verliert, während im stehenden Blute die Sauerstoffzehrung nur langsam vor sich geht, theils daraus, dass in dem Blut, welches man durch die Gefässe eines soeben dem lebenden Thier entnommenen Organs hindurchleitet, ebenfalls sehr bald der Θ verschwindet (Ludwig und A. Schmidt).

Wir führen zur näheren Vergleichung der Zusammensetzung des arteriellen und venösen Blutes einige Mittelzahlen aus Lehmann's Analysen an. Es enthielt:

	das Arterienblut	das Venenblut (der Jugularvene)	
Wasser	89,3	86,8	proc. des Gesammtblutes
Fibrin	0,57	0,49	„ „ „
Albumin	9,22	11,42	„ „ Serums
Extractivstoffe	0,91	0,71	„ „ „
Fette	0,39	0,26	„ „ „
Salze	0,86	0,83	„ „ „

Der Procentgehalt an Albumin im arteriellen Serum ist desshalb geringer, weil das arterielle Blut reicher an Serum d. h. ärmer an Blutkörpern ist. Auf diesen geringeren Blutkörpergehalt des arteriellen Blutes schliesst Heidenhain auch aus seiner geringeren Färbekraft. Die auf eine Zusammenstellung verschiedener, nicht vergleichbarer Blutanalysen gegründete Angabe von Estor und St.-Pierre, dass schon innerhalb der Arterienbahn das Blut an Θ verarme und an $C\Theta_2$ reicher werde, ist durch Hirschmann und Pflüger widerlegt worden. Wie unbedeutend ferner die Sauerstoffzehrung im stehenden Blute gegenüber den Oxydationsvorgängen in der Capillarbahn ist, ergibt sich aus den folgenden von Ludwig und Schmidt gewonnenen Zahlen. Unter A ist die Zusammensetzung des ursprünglichen Blutes, unter B dieselbe nach 1,5stündiger künstlicher Circulation durch die Niere, unter C nach 3stündiger Aufbewahrung bei 38° C. verzeichnet.

	A	B	C
$C\Theta_2$	16,07	26,08	16,90
Θ	14,84	0,00	13,13
N	1,14	1,62	1,05 *).

§. 75. Veränderungen des Blutes in den Blutgefässdrüsen.

Zu der Classe der Blutgefässdrüsen rechnet man die Milz, Schilddrüse, Thymus, die Nebennieren und den Hirnanhang.

Die Milz ist von einer festen fibrösen Hülle umschlossen, von der aus zahlreiche sich verästelnde Fortsätze, die Milzbalken, das Innere des Organs durchziehen und eine weiche, roth gefärbte Substanz, die Milzpulpa, zwischen sich nehmen. In den Milzbalken, die gleich der fibrösen Hülle aus einem mit zahlreichen elastischen Fasern und zerstreuten Muskelfaserzellen untermengten Bindegewebe (adenoidem Gewebe) bestehen, verästeln sich die Verzweigungen der Milzarterie (Fig. 66 a). Diese theilen sich spitzwinkelig, ohne jemals zu anastomosiren, sie zerfallen in büschelförmige Endästchen (penicilli) und gehen in Haargefässe über, welche allmälig ihre noch von den Fortsetzungen der Milzbalken umhüllten Wandungen verlieren und so in intermediäre Bluträume münden, aus denen die den Arterien ähnlich verlaufenden Venen ihren Ursprung nehmen. Das weissliche Parenchym der Arterienscheiden bildet vielfach, besonders an den Theilungsstellen, rundliche Knötchen, die Milzbläschen oder Malpighi'schen Körperchen (m). Jedes Milzbläschen entspricht in seiner Structur dem Follikel einer Lymphdrüse (Kölliker, Gerlach), es enthält wie dieser zahlreiche Lymphkörperchen eingeschlossen und ist von einem feinen Capillarnetz durchsetzt (Fig. 38 S. 246), das aus der Arterie,

---

*) Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 2. Heidenhain, disquisitiones criticae, Diss. Halae 1857. Schöffer, Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 41. Schmidt, Sitzungsber. d. sächs. Ges. 1867. Estor u. St.-Pierre journ. anat. et phys. 1865. Hirschmann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1866. Pflüger, in seinem Archiv Bd. 1.

auf welcher das Bläschen aufsitzt, hervorkommt und an der Peripherie kleine Zweige in das umgebende Parenchym abgibt. Die Milzpulpa bildet ein System communicirender Cavernen, das von den feinsten Ausläufern des Balkengerüstes und den letzten von diesen getragenen Ausläufern der Gefässe durchzogen ist. Die Bestandtheile der Pulpa sind Lymphkörper, von denen manche in Theilung, andere in Verfettung und Zerfall begriffen sind, freie Kerne, Blutkörper, grössere Zellen, welche Blutkörper enthalten, ferner offenbare Uebergangsformen zwischen Lymph- und Blutkörpern. Lymphgefässe treten am sogenannten Hilus in verhältnissmässig spärlicher Menge aus der Milz aus; zuführende Lymphgefässe enthält die Milz keine. Hierdurch unterscheidet sich die Milz wesentlich von den Lymph-



Fig. 66. Gefässverzweigung in der Milz. a ein Zweig der Milzarterie, p Endbüschel derselben (penicilli), m Milzbläschen.

drüsen, denen sie sonst morphologisch gleicht, nur dass der Lymphstrom durch einen Blutstrom ersetzt ist, indem den zuführenden Lymphgefässen die Milzarterien, den ausführenden die Milzvenen entsprechen, während den Lymphgefässen der Milz offenbar nur eine secundäre Bedeutung zukommt (W. Müller). Der Ursprung der Lymphgefässe ist noch nicht sicher ermittelt, nach Analogie mit den Lymphdrüsen ist derselbe höchst wahrscheinlich in den Milzbläschen zu suchen.

Von Kölliker sind glatte Muskelfasern in der Milz vieler Thiere (wie der Schweine, Hunde, Katzen u. s. w.) nachgewiesen, dagegen ihr Vorkommen in der menschlichen Milz bezweifelt worden, während Ecker u. A. dies behaupteten. Eine Zusammenziehung der Milz durch elektrische Reizung konnte in den Beobachtungen Henle's an Hingerichteten beim Menschen nicht sicher nachgewiesen werden, während sich, wie zuerst R. Wagner beobachtete, die Milz vieler Thiere in Folge mechanischer oder elektrischer Reize deutlich contrahirt. Die oft rasch geschehenden Volumänderungen der lebenden Milz rühren, wahrscheinlich unter Mitwirkung der muskulösen Elemente, theils von der

veränderlichen Blutfülle, theils von der wechselnden Füllung der Milchbläschen her*).

Die Functionen der Milz lassen sich erschliessen 1) aus den morphologischen und chemischen Producten, die sich in ihr vorfinden, 2) aus den Veränderungen, die das Blut auf seiner Bahn durch dieses Organ erfährt, und 3) aus den Störungen, welche die Aufhebung der Milzfunction (Exstirpation der Milz) herbeiführt.

Die oben aufgezählten morphologischen Elemente der Milzbläschen und der Milzpulpa sind theils Producte der Neubildung, so die neu entstandenen Lymph- und Blutkörper, theils Producte der Zersetzung, so die zerfallenden Lymph- und Blutkörper, die blutkörperhaltigen Zellen und die freien Kerne. Die chemische Analyse weist in der Milzpulpa vorwiegend Producte der Zersetzung nach: Harnsäure, Butter-, Essig- und Ameisensäure, Bernsteinsäure, Cholesterin, Xanthin, Hypoxanthin, Leucin, Inosit. Anderseits deutet aber auch der Reichthum der Milzasche an Phosphorsäure und Eisenoxyd (neben einem sehr geringen Gehalt an Chlor) die Beziehung des Pulpasaftes zur Neubildung von Blutkörpern an.

Die Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn durch die Milz bestehen, wie sich aus der Vergleichung des Milzarterien- und des Milzvenenblutes ergibt, 1) in einer bedeutenden Zunahme des Gehaltes an Lymphkörpern; während das Verhältniss der farblosen zu den farbigen Körperchen im Milzarterienblut etwa 1 : 2000 ist, steigt dasselbe im Milzvenenblut nach Hirt mindestens auf 1 : 70, kann aber, namentlich bei abnormen Vergrösserungen der Milz, auch noch viel beträchtlicher zunehmen; 2) in einer Zunahme des Faserstoffs und des Wassers: so fand Gray beim Pferde, während der Gehalt des Aortenblutes an Faserstoff 0,22, an Wasser 78,9 Proc. betrug, im Blut der Milzvene 0,65 Proc. Faserstoff und 83,0 Proc. Wasser; die Zusammensetzung des Serums allein bleibt jedoch ungeändert, daher die Zunahme des Wassergehaltes wahrscheinlich auf eine Verminderung der Blutkörper zu beziehen ist; 3) in der veränderten Beschaffenheit der rothen Blutkörper; diese sind im Milzvenenblut kleiner, von hellerer Farbe als im Milzarterienblut, und ihr Farbstoff ist in hohem Grade zur Krystallisation geneigt; 4) in der Zunahme des Blutes an jenen Zersetzungsproducten (Harnsäure, Hypoxanthin u. s. w.), welche im Milzsafte nachgewiesen sind. Die chemischen Processe, welche zu den geschilderten Blutveränderungen führen, scheinen physiologischen Schwankungen unterworfen zu sein, die namentlich mit

*) Ecker, Blutgefässdrüsen, im Handwörterb. der Physiologie, Bd. 4. Kölliker, Gerlach, in ihren Handbüchern der Gewebelehre. Gray, on the structure and the use of the spleen, 1854. Billroth, Müller's Archiv 1857 und Virchow's Archiv, Bd. 20. W. Müller, über den feineren Bau der Milz 1865, und Stricker's Handbuch 2. Henle, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 2. R. Wagner, Göttinger Nachrichten, 1849.

der Thätigkeit der Verdauungsdrüsen zusammenhängen. Hierauf deuten die Veränderungen des Milzvolums hin. Man kann nämlich durch Percussion nachweisen, dass sich die Milz einige Stunden nach der Verdauung vergrössert, vielleicht im Zusammenhang mit der Abschwellung der Verdauungsdrüsen nach Beendigung ihrer Secretion. Ausserdem soll der Sauerstoffgehalt des Milzvenenblutes sich während der Verdauung vermindern (Estor und St.-Pierre).

Die Exstirpation der Milz wird, wie schon den Alten bekannt war, in der Regel ohne bleibende Störung ertragen. Doch sollen in Folge der Operation Anschwellungen der Lymphdrüsen vorkommen, vielleicht in Folge einer vicariirenden Thätigkeit dieser Organe, und nach Schiff soll das Pankreas seine eiweissverdauende Kraft einbüssen, während diejenige des Magens gesteigert werde. (Vergl. S. 232.)

Die chemische Beschaffenheit des Milzsaftes sowie der grössere Reichthum des Milzvenenblutes an farblosen Zellen, an Wasser und Faserstoff, die geringere Menge und veränderte Beschaffenheit der rothen Blutkörper sprechen dafür, dass in der Milz ebensowohl ein Zerfall wie eine Neubildung von Blutbestandtheilen stattfindet. Zerfall und Neubildung mögen übrigens mit einander zusammenhängen, indem die rückgebildeten Stoffe vielleicht zum Theil bei der Neubildung der Blutbestandtheile wieder verwendet werden. Ob diese aus dem Zerfall der Bestandtheile des Milzarterienblutes hervorgehende Neubildung von Lymphkörpern und rothen Blutkörpern, oder ob ihre noch näherer Aufklärung bedürftige Rolle bei der Verdauung als die wesentlichere Function der Milz zu betrachten sei, muss vorerst dahingestellt bleiben. Ebenso lässt sich bis jetzt noch nicht durchschauen, wie durch den Bau der Milz ihre Function ermöglicht wird; wahrscheinlich ist hier namentlich die Geschwindigkeitsänderung und vielleicht zeitweise Stockung des Blutstroms, wie sie bei der starken Erweiterung des Strombetts in den Milzalveolen eintreten muss, von Bedeutung.

Früher standen sich zwei Ansichten über die Function der Milz gegenüber. Die Einen betrachteten nach dem Vorgang von Kölliker und Ecker die Milz als ein Organ der Rückbildung, der Blutkörperzerstörung, Andere, wie Gerlach und Funke, sahen in ihr eine Stätte der Neubildung von Blut- und Lymphkörpern. Die erste Ansicht stützte sich namentlich auf das Vorkommen der blutkörperhaltigen Zellen. In diesen Gebilden, die von Kölliker und Hasse zuerst in der Milzpulpa aufgefunden wurden, erfahren die Blutkörper häufig eine sichtliche Rückbildung; Kölliker und Ecker betrachteten daher dieselben als secundäre Umhüllungszellen von Blutkörpern, welche die Rückbildung der letzteren veranlassen. Gerlach sah dagegen in ihnen wahre Mutterzellen, die von ihnen umschlossenen Blutkörper betrachtete er als deren endogene Brut; ebenso wies er auf die Entstehung von Lymphkörpern in der Milz sowie auf das Vorkommen zahlreicher Uebergangsformen zwischen Lymph- und Blutkörpern in der Milzpulpa und im Milzvenenblut hin. Nach dem gegenwärtigen Stand der Erfahrungen liegt das Richtige in der Mitte zwischen beiden Ansichten: die Milz ist gleichzeitig Organ der Rück- und Neu-

bildung. Ausser durch die mikroskopische Untersuchung und die chemische Analyse des Milzsaftes wird dies namentlich auch durch die von Béclard, Funke und Gray ermittelten Verschiedenheiten zwischen dem Arterien- und Venenblut der Milz erwiesen. Ob aber den blutkörperhaltigen Zellen nach der einen oder der andern Seite eine besondere Bedeutung zukomme, scheint zweifelhaft; möglich dass die Blutkörper zufällig in fertige Zellen hineingerathen, da auch sonst in stagnirendem Blute, z. B. in pathologischen Blutextravasaten, ähnliche Bildungen auftreten (Virchow). Im leukämischen Blute bei pathologischer Milzvergrösserung fand Salkowsky Hypoxanthin, Ameisen-, Essig-, Milchsäure und wahrscheinlich Glycerinphosphorsäure, sowie einen eigenthümlichen dem Knochenleim ähnlichen Körper; ausserdem war im Blut und Harn die Harnsäure vermehrt. Hiernach ist es wahrscheinlich, dass die Milz an der Bildung bestimmter Excretionsstoffe, welche theils durch die Haut (flüchtige Fettsäuren), theils durch die Nieren (Harnsäure) ausgeschieden werden, vorzugsweise betheiligt ist.

Unter den Verdauungsdrüsen scheint es ausser dem Pankreas auch die Leber zu sein, mit der die Milz in einer functionellen Beziehung steht. Als Drosdow und Botscheschkarow bei Hunden die Nerven der blossgelegten Milz reizten, sahen sie gleichzeitig mit der Contraction der Milz die Leber an Volum zunehmen und umgekehrt bei dem Wiederanschwellen der Milz die Leber einsinken. Zugleich nahmen während der Contraction der Milz die Lymphkörperchen im Lebervenenblute zu. Natürlich sind diese Volumänderungen nur durch die ausgleichende Blutvertheilung in beiden Organen bedingt *).

Die Function der übrigen Blutgefässdrüsen, nämlich der Thymus, Schilddrüse, der Nebennieren und des Hirnanhangs, ist noch weit mehr in Dunkel gehüllt als diejenige der Milz. Vielleicht sind auch diese Drüsen als Organe zu betrachten, in welchen eine Neubildung von Lymph- und Blutkörpern stattfindet. Doch kann man diese Function bis jetzt grossentheils nur aus einer gewissen Uebereinstimmung in der Structur vermuthen. Alle diese Drüsen sind nämlich Aggregate von Follikeln. In der Anordnung der Follikel finden sich jedoch eigenthümliche Verschiedenheiten. Die Schilddrüse besteht aus Gruppen vollkommen geschlossener in ein Bindegewebsstroma gehüllter Bläschen, die an ihrer Innenwand ein Epithel tragen und mit einer klaren, mucinhaltigen Flüssigkeit gefüllt sind; das Epithel fällt zuweilen ab und füllt dann zum Theil den Inhalt des Bläschens aus; oft vergrössern sich die Bläschen beträchtlich unter Bildung sogenannter Colloidsubstanz. Die Follikel der Thymus haben die grösste

---

*) Scherer, Verhandlungen der Würzburger Gesellschaft, Bd. 2. Funke, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 1. Schiff, schweizerische Zeitschr. f. Heilk. Bd. 1. Estor u. St.-Pierre, journ. anat. et physiol. 1865. Salkowsky, Virchow's Archiv Bd. 50. Drosdow und Botscheschkarow, Hofmann und Schwalbe, physiol. Jahresber. 1875. Ueber Exstirpation der Milz s. Führer und Ludwig, Archiv f. phys. Heilk. 1855, und Eberhard, Beitr. z. Morphol. und Function der Milz, Erlangen 1855. Ausserdem vgl. die oben S. 362 citirte Literatur.

Aehnlichkeit mit Peyer'schen Follikeln, unterscheiden sich jedoch dadurch, dass sie nach Art einer beerenförmigen Drüse gruppirt sind, deren einzelne Acini sämmtlich in einen Axencanal münden, dieser letztere selbst aber ist geschlossen. Im Innern der Follikel finden sich, wie in den Follikeln des Darms, feine Capillarverzweigungen, ausserdem freie Kerne, Zellen, in Fettmetamorphose begriffene Zellen, letztere namentlich in der sich rückbildenden Thymus des Erwachsenen. Häufig sind mehrere Zellen von concentrischen Schichten umkapselt und bilden dadurch eigenthümliche grössere Körperchen. Von den Nebennieren rechnet Henle nur die aus geschlossenen Follikeln bestehende Rindensubstanz zu den Drüsen, während er die Markmasse wegen ihres Reichthums an Nerven für ein zum Nervensystem gehöriges Organ erklärt. J. Arnold leugnet diesen Unterschied der Structur. Nach ihm wird das ganze Organ nur durch das interstitielle Gewebe in Schichten zerfällt. Einen der Nebenniere verwandten Bau besitzt der Hirnanhang.

Alles was man über die Function der aufgeführten Organe vermuthen kann, ist aus ihrer Structur geschöpft. Eine Bestätigung durch Untersuchung der ein- und ausfliessenden Ernährungsflüssigkeiten ist noch nicht möglich gewesen; Lymphgefässe sind sogar bei den meisten dieser Organe gar nicht nachgewiesen. Auch die Exstirpation hat wenig Resultate ergeben, da der durch die Operation gesetzte Eingriff immer die durch den Verlust des Organs gesetzte Störung überwiegt. Auf einer Täuschung dieser Art beruhte z. B. ohne Zweifel die Behauptung Brown-Séquard's, die Exstirpation der Nebennieren sei unbedingt tödtlich, was von Harley und Schiff nicht bestätigt werden konnte. Nach Friedleben führt nur gleichzeitige Exstirpation von Milz und Thymus zum Tod durch Erschöpfung, während jedes dieser Organe allein ohne bleibenden Nachtheil hinwegfallen kann. Die Exstirpation der Thymus speciell soll eine gesteigerte Nahrungsaufnahme und Blutbildung und eine verminderte Kohlensäureausscheidung nach sich ziehen. Damit dass die angeführten Drüsen der Milz functionell verwandt sind, stimmt auch die Aehnlichkeit in der chemischen Zusammensetzung des aus ihnen gewonnenen Saftes. Man hat in diesem meistens wie in dem Milzsaft Leucin, Xanthin, Milchsäure, flüchtige Fettsäuren u. s. w. gefunden. Aus der Nebenniere des Rindes extrahirte J. Arnold mit Alkohol einen durch Luft und Licht sich intensiv roth färbenden Stoff*).

§. 76. Stoffwechsel in der Leber.

Die Leber empfängt, wie wir in §. 52 (S. 224) erörtert haben, ausser dem arteriellen Blute, das ihr die Leberarterie zuführt, durch die Pfortader das gesammte venöse Blut aus den Capillaren des Darms und seiner Drüsen mit Ausnahme des Rectums. Dieses Blut bewegt sich, da zwischen

*) Ecker, a. a. O. Friedleben, die Physiologie der Thymusdrüse, 1858. v. Gorup-Besanez, Annalen der Chemie, Bd. 89 und 98. Frerichs und Städeler, ebend. Bd. 89. Scherer, ebend. Bd. 107. J. Arnold, Archiv f. path. Anat. Bd. 35.

Pfortader und Lebervene nur ein geringer Spannungsunterschied besteht, und da der Leberarterienstrom vermöge der Spannung in den ihn begleitenden Pfortaderzweigen beträchtliche Widerstände findet, sehr langsam durch das Organ. Es tritt dabei in Berührung mit dem System der Leberzellen, die wahrscheinlich als die Bildungsstätten der in der Leber entstehenden Stoffe betrachtet werden müssen. Die wichtigsten dieser Stoffe sind 1) die Gallensäuren und Gallenfarbstoffe, die nebst Wasser, Salzen und einigen andern Bestandtheilen des Blutes in die Gallenwege ergossen werden, 2) das Glykogen, ein in der Leber sich ablagerndes Kohlehydrat, dessen weitere Schicksale noch nicht sicher ermittelt sind. Ausserdem entnimmt die Leber selbstverständlich die Bestandtheile ihrer Gewebe dem Blute, namentlich pflegt sich Fett in ziemlich reichlicher Menge in den Leberzellen abzulagern. Theils durch diese Ausscheidungen und Ablagerungen, theils vielleicht in Folge innerer Veränderungen findet 3) in der Leber eine Blutmetamorphose statt, so dass das Lebervenenblut in seiner Zusammensetzung beträchtlich von dem Blute der Leberarterie und Pfortader abweicht.

1) Bildung der Gallenstoffe. Unter den in §. 55 aufgezählten Gallenbestandtheilen kommen die Gallensäuren und Gallenfarbstoffe als solche nicht im Blute vor. Auch nach Exstirpation der Leber bei Fröschen findet man keine Spur derselben im Blute (Kunde, Moleschott). Diese Stoffe müssen daher erst in der Leber gebildet werden. Ohne Zweifel geht das Bilirubin, aus welchem die übrigen Gallenfarbstoffe entstehen, aus dem Blutfarbstoff hervor. Hiefür spricht einerseits der geringere Hämatingehalt des Lebervenenblutes gegenüber dem Pfortaderblut (s. unter 3) und anderseits die Thatsache, dass das Hämatoïdin, ein mit dem Bilirubin identischer oder ihm sehr verwandter Körper, leicht auch anderwärts in stagnirendem Blute sich bildet. Dunkler ist die Entstehung der Gallensäuren. Wir wissen nicht, ob dieselben sogleich als gepaarte Säuren sich bilden, oder ob sie sich erst aus ihren zuvor gebildeten Paarlingen zusammensetzen. Zwar ist Taurin in verschiedenen andern Geweben (Lunge, Muskeln) isolirt gefunden worden, aber hieraus kann natürlich noch nicht auf seine getrennte Entstehung in der Leber geschlossen werden. Ebensowenig würde die zudem noch bestrittene Möglichkeit beweisen den andern jener Paarlinge, das Glycin, innerhalb der Leber an Benzoësäure zu binden (vergl. §. 85). Da nämlich die Benzoësäure unter gewöhnlichen Verhältnissen ebenso wenig Glykocholsäure zersetzt als sich mit freiem Glycin verbindet, so würde hierdurch immerhin nur dargethan, dass die Benzoësäure im Leberparenchym besondere, bis jetzt ausserhalb des Organismus noch nicht nachgeahmte Bedingungen vorfindet. Der Umstand, dass in der normalen Galle weder Taurin und Glycin noch Cholalsäure getrennt vorkommen, spricht offenbar für ein Entstehen der gepaarten Gallensäuren als solcher. Wie und woraus diese Säuren sich bilden, wissen wir aber nicht. Nimmt man ein getrenntes Entstehen der Paarlinge an, so wird

man das Glycin und Taurin aus Eiweisskörpern, die Cholalsäure aus Fettsäuren herzuleiten geneigt sein. Setzt man dagegen voraus, dass die Gallensäuren sogleich als gepaarte Säuren auftreten, so wird man dieselben lediglich als Zersetzungsproducte von Eiweisskörpern betrachten müssen. Da die letzteren auch sonst noch häufig in einen stickstoffhaltigen und einen stickstofffreien Paarling (Fettsäure) zerfallen, so ist diese Annahme nicht ungerechtfertigt. Die gepaarten Gallensäuren wären in diesem Fall als normale Zwischenstufen der Eiweisszersetzung im Organismus aufzufassen.

Die naheliegende Ansicht, dass die Gallenfarbstoffe aus dem Hämoglobin hervorgehen, fand in der Auffindung des Hämatoïdin in Blutextravasaten durch Virchow ihre erste Begründung. Anderseits wurden Frerichs und Städeler durch die Thatsache, dass bei der Einwirkung von SO_4H_2 auf Gallensäuren Körper entstehen, welche in ihrem Verhalten gegenüber dem Gmelin'schen Reagens (S. 235) Aehnlichkeit mit den Gallenfarbstoffen haben, zur Vermuthung geführt, die Farbstoffe der Galle entstünden aus den Gallensäuren. Frerichs fand überdies, dass nach der Injection von Gallensäuren in das Blut bei Hunden der Harn icterisch werde. Kühne sah den nämlichen Erfolg eintreten, wenn er aufgelöstes Hämoglobin injicirte, er leitete daher denselben von der Auflösung des Blutroths durch die Gallensäuren her und sah hierin einen Beweis für die Entstehung der Gallenfarbstoffe aus Hämoglobin, welche demnach sogar ausserhalb der Leber, direct im Blute sollte vor sich gehen können. Wahrscheinlich sind jedoch, wie Naunyn bemerkte, Frerichs und Kühne dadurch getäuscht worden, dass häufig bei Hunden, namentlich während der Inanition, normaler Weise Gallenfarbstoff im Harn vorkommt. Bei Kaninchen konnte N. keine Bildung von Gallenfarbstoff durch Hämoglobininjection erzielen. Dagegen fand er, dass Thiere, denen wiederholt gelöstes Hämoglobin in eine Dünndarmschlinge oder auch in die Pfortader gebracht wurde, Gallenfarbstoffe im Harn entleerten, so dass hierdurch allerdings die Entstehung derselben aus Hämoglobin, aber nur unter Vermittlung des Lebergewebes wahrscheinlich wird. Als indirecte Gründe für die Bildung des Gallenfarbstoffs aus Hämoglobin innerhalb der Leber lassen sich noch anführen: 1) der massenhafte Untergang rother Blutkörper, den wir unten kennen lernen werden, und die hiemit im Zusammhang stehende reichliche Bildung N-haltiger Zersetzungsproducte (Harnstoff, Harnsäure) in der Leber, 2) der beträchtliche Eisengehalt der Galle, der beim Menschen 0,004—0,01, beim Hunde 0,016 Proc. beträgt, so dass 100 Grm. Menschengalle im Mittel 1,59, 100 Grm. Hundegalle 3,81 Grm. zerstörten Hämoglobins entsprechen (Young) *).

Die Verwandtschaft der Cholalsäure mit den Fettsäuren erhellt aus folgender Formel:

$$\underset{\text{Cholalsäure}}{C_{24}H_{40}O} = \underset{\text{Oelsäure}}{C_{18}H_{34}O_2} + \underset{\text{Kohlehydrat}}{C_6H_6O_3}$$

*) Kunde, de hepatis ranarum exstirpatione. Diss. Berlin 1850. Moleschott, Archiv f. physiol. Heilk. Bd. 11. Lehmann, physiol. Chemie, Bd. 1. Kühne, physiol. Chemie. Frerichs u. Städeler, Müller's Archiv 1856. Virchow, in seinem Archiv Bd. 1. Kühne, ebend. Bd. 14. Naunyn, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1868. Young, journal of anat. and physiol. 1870.

Man könnte somit hypothetisch die Cholalsäure als eine mit Kohlehydrat gepaarte Oelsäure ansehen (Lehmann). Da aus der Zerspaltung der Albuminate sowohl Fettsäuren als auch wahrscheinlich Kohlehydrate entstehen können, so ist diese Betrachtung möglich, auf welche Seite der oben (S. 366) aufgestellten Alternative man sich auch stellt*). Die Entstehung der sonstigen, auch im Blute und in andern Geweben vorkommenden Gallenstoffe, namentlich des Lecithins und Cholesterins, liegt noch völlig im Dunkeln.

2) Glykogenbildung. Die glykogene Substanz (das Leberamylum) findet sich in der Leber als ein in Wasser löslicher, aber schwer diffusibler Stoff. In der todten Leber wandelt sich das Glykogen, namentlich bei erhöhter Temperatur, durch ein Ferment allmälig in Traubenzucker um; dasselbe kann durch alle diejenigen Agentien geschehen, die Stärke in Zucker überführen (Kochen mit verdünnten Mineralsäuren, Einwirkung von Mund- und Bauchspeichel). In der normalen Leber und im Lebervenenblut des lebenden Thieres finden sich dagegen nur Spuren von Zucker. Die Gesammtmenge zuckerbildender Substanz in der Leber schwankt im normalen Zustand ungefähr zwischen $^1/_2$ und $2^1/_2$ Proc. der ganzen Lebermasse. Sie ist abhängig von der Nahrung: bei amylum- oder zuckerreicher Nahrung ist sie am grössten, bei Hühnern kann sie hier bis auf 12 Proc. des Lebergewichts steigen (Tscherinoff und Brücke), ebenso steigert Glycerinfütterung die Glykogenbildung (Luchsinger); dagegen hat die Zufuhr stickstofffreier Säuren (Milch-, Weinsäure) keinen Einfluss auf dieselbe. Ferner sinkt das Glykogen bei blosser Darreichung von Fett und Fleisch, noch mehr bei reiner Fleischfütterung, sowie beim Hungern. Nach der Aufnahme der Nahrung steigt sehr bald der Glykogengehalt, erreicht nach einigen Stunden sein Maximum und nimmt dann wieder ab. Hierbei ist bemerkenswerth, dass das Maximum der Glykogenbildung früher fällt als das Maximum der Gallenbildung (S. 238), dass also beide Processe einander nicht parallel laufen.

Der Ursprung des Glykogens lässt sich theils aus den begleitenden Stoffmetamorphosen in der Leber, theils aus dem Einfluss der in der Nahrung zugeführten Stoffe auf die Glykogenbildung erschliessen. Die oben erörterte Entstehung der Gallenfarbstoffe, insbesondere aber das reichliche Auftreten N-haltiger Zersetzungsproducte im Lebergewebe, von Harnstoff in der Säugethier-, von Harnsäure in der Vogelleber (Meissner) lässt vermuthen, dass in der Leber Spaltungen N-haltiger Gewebsstoffe stattfinden. Da jedoch bei reiner Fleischfütterung das Glykogen bis auf geringe Spuren aus der Leber verschwindet, so nimmt man meistens an, dass nur ein sehr kleiner Theil desselben aus einer derartigen Spaltung hervorgeht, die Hauptmasse aber in einer directen Umwandlung der Kohlehydrate, sowie in dem durch die Spaltung der Fette gebildeten Glycerin

*) Lehmann, physiol. Chemie Bd. 1. Vergl. ausserdem die Citate zu §. 85 (Hippursäure).

seine Quelle habe. Auf der andern Seite lässt zu Gunsten der Entstehung des Glykogens durch Spaltung der Eiweisskörper sich anführen, dass nach den Respirationsversuchen von Pettenkofer und Voit aller in den Thierkörper aufgenommene Traubenzucker alsbald vollständig unter Θ-Aufahme zu $C\Theta_2$ und $H_2\Theta$ verbrannt wird, und dass selbst beim Hungern nicht alles Glykogen vollständig aus der Leber verschwindet (Voit, J. Forster). Die weiteren Schicksale des Glykogens sind nicht mit Sicherheit aufgeklärt. Ob es in der Leber unter normalen Verhältnissen nur nach dem Tode in Zucker übergeht, oder ob geringe Quantitäten desselben stets schon während des Lebens diese Umwandlung erfahren, ist eine gegenwärtig noch nicht sicher entschiedene Frage. Bringt man die Leber eines eben getödteten Thieres zuerst in eine Kältemischung und dann in siedendes Wasser, oder injicirt man zur Verhütung der Glykogenumwandlung sogleich nach dem Tode Kalilösung in die Lebergefässe, so sind in dem Extract der Leber entweder nur Spuren von Zucker nachzuweisen, oder derselbe fehlt gänzlich; ebenso enthält das mittelst des Katheters aus dem rechten Herzen eines lebenden Thieres gewonnene Blut nur minimale Zuckermengen (Pavy). Da nun in der todten Leber der Zuckergehalt sichtlich zunimmt, so hat man die Umwandlung des Glykogens in Zucker als eine post-mortale Erscheinung betrachtet. Anderseits ist jedoch zu erwägen, dass der in das Blut gelangte Zucker, wie Versuche mit Zuckerinjection beweisen, sehr schnell, ohne Zweifel durch weitere Oxydation, in demselben zerstört wird, dass aber immerhin die Blutanalysen einen Mehrgehalt des Lebervenen- und Arterienblutes an Zucker gegenüber dem Pfortaderblute ergeben (Bernard, Tieffenbach). Hiernach werden vermuthlich durch das im Organismus verbreitete diastatische Ferment fortwährend geringe Mengen von Zucker aus dem Glykogen hervorgehen. Die Stätte dieser Umwandlung ist wahrscheinlich nicht die Leber selbst, sondern das Blut, da überall im Blute ein diastatisches Ferment sich nachweisen lässt (v. Wittich, Plósz und Tiegel). Bei den unbedeutenden Zuckermengen, welche auf diese Weise entstehen, ist aber kaum anzunehmen, dass die Bedeutung der Glykogenbereitung darin aufgehe, Zucker zu liefern. Vielmehr ist es wahrscheinlich, dass das in der Leber gebildete Glykogen an andern Orten, namentlich in den Muskeln, wofür der bedeutende Glykogengehalt derselben und seine Abnahme während der Thätigkeit Zeugniss ablegt, weiter verändert und schliesslich verbrannt wird (s. Physiol. der Muskeln). Hiernach besteht die Bedeutung der Glykogenbereitung in der Leber vermuthlich darin, dass durch sie ein Kohlehydrat entsteht, welches leicht durch seine Verbrennung zur Bestreitung der Kraftausgaben des Organismus, insbesondere zur Deckung der in den Muskeln bei ihrer Contraction frei werdenden lebendigen Kräfte beiträgt. Die Leber erscheint in dieser Beziehung als ein wichtiges Hülfsorgan für die Apparate der Krafterzeugung. Hiermit hängt vielleicht die Thatsache zusammen, dass, so

lange die Muskelarbeit des Organismus noch nicht erwacht ist, beim Embryo, die meisten Gewebe Glykogen enthalten (Bernard).

Während unter normalen Verhältnissen nur minimale Zuckermengen auf einmal aus dem Leberamylum hervorgehen, kann durch bestimmte Ursachen diese Zuckerbildung bedeutend gesteigert werden. Es geht dann der Zucker in grosser Menge in das Blut über und wird im Harn ausgeschieden. Dies ist z. B. bei der Zuckerharnruhr (Diabetes mellitus) der Fall, bei welcher Krankheit die gesteigerte Eiweisszersetzung in der vermehrten Harnstoffausscheidung (Gäthgens) und die verminderte Oxydation des Zuckers in der Abnahme des respiratorischen Θ-Verbrauchs zu Tage tritt (Pettenkofer und Voit). Bei Thieren sieht man dauernd oder vorübergehend Zuckerausscheidung auftreten: 1) In Folge von Einwirkungen auf gewisse Theile des Nervensystems. Hierher gehört vor Allem die Verletzung eines bestimmten Punktes in der Mittelfurche der vierten Hirnhöhle zwischen dem Ursprung des n. vagus und n. acusticus (Bernard's Diabetesstich). Einen vorübergehenden Diabetes hat man ferner beobachtet nach Reizung des centralen Endes vom durchschnittenen nerv. vagus (Bernard), nach Reizung des Rückenmarks (Schiff, Moos) und nach Durchschneidung der n. splanchnici (Gräfe, Hensen). 2) In Folge von Störungen der Athmung. So sieht man bei Asphyxie, im Gefolge der Aether-, Chloroform- oder Morphiumnarkose (Pavy, Schiff), bei Kohlenoxydvergiftung (Schiff), bei Curarevergiftung (Bernard) Zucker im Harn auftreten. Im letzteren Fall wird der Diabetes nicht beobachtet, wenn man die künstliche Respiration unterhält (Schiff), oder wenn bei Fröschen die Leber zuvor exstirpirt wurde (Winogradoff). 3) Durch Circulationsstörungen. So fand zuerst Schiff in Folge der Zurückhaltung oder Verlangsamung des Blutstroms in einem Theil des Gefässsystems, nach der Unterbindung und Compression grösserer Gefässe, Zucker im Harn und in der Leber; doch stellen sich stärkere Zuckerausscheidungen nach Tieffenbach nur dann ein, wenn die Aorta oder Pfortader unwegsam gemacht wird.

Das Glykogen ($Θ_6H_{10}Θ_5$, vgl. S. 60) ist ein amorpher, in Alkohol unlöslicher, in $H_2Θ$ zu einer stark opalisirenden, in Kalilauge zu einer durchsichtigen Flüssigkeit löslicher Körper, welcher selbst durch Kochen mit starken Alkalien nicht verändert, durch Kochen mit Mineralsäuren und durch diastatische Fermente aber in Dextrin, Dextrinogen und Traubenzucker verwandelt wird. Durch Jod wird seine Lösung purpurroth gefärbt. Durch den Zusatz von Jodkalium zur Jodlösung wird diese Reaction so empfindlich, dass sich die kleinsten Spuren nachweisen lassen (Luchsinger). Man stellt das Glykogen aus der Leber oder andern Geweben gewöhnlich durch möglichst rasches Eintragen des frischen. zerkleinerten Organs in kochendes Wasser (zur Abscheidung der Eiweisskörper und um die Umwandlung in Zucker zu verhüten), Filtriren, Abdampfen und Fällung mit starkem Alkohol dar; noch anhängende Eiweisskörper werden durch Kochen mit KHΘ und nachheriges Neutralisiren mit $\bar{A}$ entfernt. Reiner und mit geringerem Verluste erhält man die Substanz nach Brücke durch Ausfällen der

Eiweisskörper aus der in der Kochhitze bereiteten angesäuerten Lösung mit Jodquecksilberkalium; letztere Methode eignet sich namentlich auch zur quantitativen Bestimmung in der Leber und andern Organen. Nach Hensen und Dähnhardt gewinnt man aber durch Auskochen mit H_2O nie alles Glykogen aus der Leber, da die Behandlung des extrahirten Gewebes mit diastatischen Fermenten immer noch Zucker liefert; diese Autoren nehmen daher eine in H_2O lösliche und eine darin unlösliche Glykogenmodification an.

Bernard unternahm, nachdem er zuerst in der Leber Zucker gefunden hatte, das Experiment des Diabetesstichs in der Absicht, den Einfluss der Vagusursprünge auf die Zuckerbildung zu untersuchen. Er glaubte zu finden, dass die Durchschneidung der Vagi die Zuckerbildung hemme, und wollte daher den Einfluss, welchen die Reizung der Vagusursprünge hat, erforschen. Es wurde jedoch alsbald von Schrader geltend gemacht, dass die wirksame Verletzungsstelle am Boden der vierten Hirnhöhle gar nicht die Ursprungsstelle des Vagus ist, und dass auch nach Durchschneidung dieses Nerven jene Verletzung noch wirksam bleibt, während Reizung des peripherischen Vagusendes keine Zuckerbildung hervorruft, was von Bernard selbst bestätigt wurde. Später entdeckten dann Bernard und Hensen ziemlich gleichzeitig das Glykogen in der Leber. Damit wurde die Ansicht massgebend, dass alle den Diabetes erzeugenden Ursachen durch eine Beschleunigung der auch normaler Weise stattfindenden Glykogenumwandlung wirkten. Schiff und Moos führten, da sie durch Reizung des Rückenmarks mit Inductionsströmen oder durch Strychnintetanus gleichfalls Diabetes erzeugen konnten, diesen auf eine Erregung der vasomotorischen Nerven der Leber zurück, während Gräfe und Hensen nach ihren Versuchen an den Splanchnici eher eine Lähmung dieser Nerven supponirten. Von Schiff wurden beide Ansichten vereinigt, indem er einen Erregungsdiabetes und einen Lähmungsdiabetes unterschied. Später hat S. diese Meinung wieder aufgegeben, da er durch seine Versuche über den Einfluss von Circulationsstörungen zu der von Pavy aufgestellten Hypothese bekehrt wurde, dass das Ferment für die Zuckerumwandlung nicht in der Leber, sondern im Blute entstehe. Nach Pavy geht nämlich in das Blut injicirtes Glykogen in Zucker über, ebenso nach Schiff lösliche Stärke. Pavy hat theils hierauf, theils auf die oben angeführten Nachweise des minimalen Zuckergehalts in der frischen Leber die Ansicht gegründet, die Zuckerbildung sei lediglich eine Leichenerscheinung, worin sich Schiff und Ritter ihm anschlossen. Der von Bernard für die „vitale Zuckerbildung“ geltend gemachte höhere Zuckergehalt des durch Katheterisiren am lebenden Thier gewonnenen Lebervenenblutes wurde von P. auf eine durch die Circulationsstörung verursachte Fermentbildung zurückgeführt. Diese Annahme reicht aber nicht aus, um die von Tieffenbach gefundenen Unterschiede des Zuckergehalts verschiedener Blutsorten zu erklären. Letzterer fand z. B. in der vena cava unterhalb der Leber 0,025, in der Jugularis 0,032, im rechten Herzen 0,089 Proc. Zucker. Da die bei der Gewinnung gesetzten Circulationsstörungen überall dieselben waren, so weisen diese Differenzen ganz bestimmt auf eine, wenn auch unbeträchtliche Zuckerbildung in der Leber hin. Dass sich nach der Wittich'schen Methode (S. 211) aus der frischen Leber ein sehr wirksames Zuckerferment gewinnen lässt, fällt hierbei, da das Glycerin fast aus allen Geweben ein solches Ferment extrahirt, weniger in Rücksicht. Anderseits lassen die später zu besprechenden Untersuchungen über die Chemie der Muskeln diese als einen wich-

tigen Ort des Glykogenverbrauchs erscheinen, so dass die oben entwickelte Ansicht über die Bedeutung der Glykogenbildung in der Leber dermalen wohl die grösste Wahrscheinlichkeit für sich hat. Zu ihrer Unterstützung fehlt nur ein Mittelglied: der directe Nachweis des Glykogens im Blute. Bei den Schwierigkeiten, welche der Auffindung minimaler Mengen von Glykogen in eiweissreichen Flüssigkeiten im Wege stehen, kann aber dem Umstand, dass weder O. Nasse noch Brücke mit Bestimmtheit diese Substanz im Blute auffinden konnten, kein grosses Gewicht beigelegt werden. Die Hypothese Pavy's, dass das Glykogen in Fett übergehe und als solches durch die Galle ausgeschieden werde, entbehrt durchaus der Begründung. Wohl aber weist umgekehrt die Beobachtung von Weiss und von Luchsinger, dass Glycerin die Glykogenbildung vermehrt, auf die Wahrscheinlichkeit hin, dass in der Spaltung der Fette eine Quelle der Glykogenbildung liege. In der That hat Salamon gefunden, dass durch die Darreichung von Fetten eine deutliche, wenn auch geringe Glykogenvermehrung bewirkt wird. Ebenso erhöht nach demselben Beobachter der Leim den Glykogengehalt der Leber, unterscheidet sich also darin von dem Eiweiss, das nach den Versuchen von Luchsinger einer Spaltung, bei welcher das Glykogen als N-freier Paarling entsteht, nicht fähig zu sein scheint. Diejenigen Beobachter, welche, wie Bernard, Weiss, Voit u. A. eine solche Entstehung des Glykogens durch Spaltung von Eiweisskörpern annehmen, setzen voraus, dass die Kohlehydrate nur auf indirectem Wege die Menge des Leberglykogens vermehren, dadurch nämlich, dass sie als leicht vertrennliche Substanzen eine Ersparung seines Verbrauchs herbeiführen. Einen weiteren Beweis hierfür sehen Voit und J. Forster ausserdem darin, dass die Zufuhr von Zucker zum Blute, durch Einspritzung von Traubenzuckerlösung in die Venen, nur wenig die Glykogenmenge der Leber vermehrt, und dass die hiebei eintretende Vermehrung durch eine verstärkte Eiweisszersetzung, die der Zucker bewirkt, erklärt werden kann, da gleichzeitig die Harnstoffausscheidung zunimmt. Auf der andern Seite wird von Luchsinger hervorgehoben, dass andere leicht verbrennliche Substanzen, wie Milchsäure, Weinsäure, eine ähnliche Glykogenvermehrung wie der Zucker nicht bewirken, und dass ebenso nach reichlicher, aber ausschliesslicher Fleischernährung eine solche nicht beobachtet werde. Er glaubt daher die Umwandlung der Kohlehydrate, wie sie von Pavy, Tscherinoff u. A. bereits angenommen wurde, mindestens als die Hauptquelle der Glykogenbildung voraussetzen zu müssen. Da das Glykogen ohne Zweifel ein zusammengesetzteres Kohlehydrat ist, als der Zucker, welches, wie die Amidonkörper, denen es am nächsten steht, mehr Kohlenstoff im Molecül enthält, so handelt es sich bei der Verwandlung von Glykosearten in Glykogen ohne Zweifel um eine unter Wasseraustritt erfolgende Aneinanderlagerung mehrerer, wahrscheinlich zweier Molecüle, also um einen ähnlichen Vorgang, wie bei der Synthese von Eiweiss aus Pepton*).

---

*) Bernard, nouvelle fonction du foie, 1853, leçons de physiol. 1855. Hensen, Verhandl. der phys. med. Ges. in Würzburg, Bd. 7. Brücke, Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 63. Moos, Archiv f. wissensch. Heilk. Bd. 4. Schiff, Untersuchungen über die Zuckerbildung in der Leber, 1859; und journ. de l'anat et phys. 1866. Pavy, researches on the nature and treatment of Diabetes, London 1862, und med. times, 1865. Ritter, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 24. Tscherinoff, Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 51 (Virchow's

3) Blutveränderung in der Leber. Da die überwiegende Menge des einströmenden Blutes der Pfortader, nur ein kleiner Theil der Leberarterie angehört, welcher letztere mit dem sonstigen arteriellen Blut übereinstimmt, so sind hier nur die Unterschiede des Pfortader- und des Lebervenenblutes in Betracht zu ziehen. Das Pfortaderblut ist nach den Analysen von Lehmann und C. Schmidt reicher an Wasser, Albumin, Salzen, Fetten und anscheinend auch an Fibrin als das Lebervenenblut, dieses dagegen führt relativ mehr Lymphkörper, Blutkörper, Extractivstoffe und Zucker. Fibrinogen und Globulin finden sich nach David in der Lebervene in ebenso grosser Menge wie in der Pfortader, aber wegen des CO_2-Reichthums des Lebervenenblutes ist das Globulin unvollkommener gelöst, daher eine unvollständige Fibrinausscheidung erfolgt und Zusatz globulinhaltigen Serums eine zweite Gerinnung bewirkt. An Wasser und Salzen, namentlich Alkalien, ebenso an Blutfarbstoff ist das Lebervenenblut offenbar durch die Gallenausscheidung verarmt, und der Verbrauch an rothen Blutkörpern bedingt eine Zunahme der relativen Lymphkörperzahl. Nach Hirt ist das Verhältniss beider in der Pfortader = 1:524, in der Lebervene = 1:136.

Nach der Methode von C. Schmidt fand Lehmann im Pfortaderblut mit Fleisch gefütterter Hunde 44—45 Proc., im Lebervenenblut 64—74 Proc. feuchter Blutzellen. Im Pfortaderblut von Pferden fand derselbe Beobachter 25—60, im Lebervenenblut 57—77 Proc. In 100 Theilen Serum von Pferdeblut war

	in der Pfortader	in der Lebervene
Albumin	8,19	7,13
Fett	0,36	0,26
Extractivstoffe, Salze	1,45	2,59.

Die in der letzten Reihe für das Lebervenenblut höhere Zahl rührt von dem unter die Extractivstoffe gerechneten Zucker her, dessen Menge nach Lehmann in diesem Blut zwischen 0,5 und 0,9 Proc. schwankt. Der Wassergehalt des Serums vom Pfortader- und Lebervenenblute war beim Pferde 92 und 89 Proc., der Salzgehalt 0,78 und 0,7 Proc. Unter diesen Angaben sind insbesondere die auf den Blutkörpergehalt bezüglichen ziemlich unsicher. Wie David hervorhebt, musste von Lehmann die einige Zeit nach dem Tode, durch postmortale Säuerung sich ausscheidende fibrinoplastische Substanz den Blutkörpern zugezählt werden, und also das Blut der Lebervene an denselben reichlicher erscheinen. Verhinderte D. jene Ausscheidung, so ergab ihm das Lebervenenblut mehr Fibrin

---

Archiv Bd. 47). Weiss, ebend. Winogradoff, ebend. Bd. 27. Tieffenbach, glykogene Function, Diss. Königsberg 1869. Meissner, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 31. Pettenkofer und Voit, Zeitschr. f. Biologie Bd. 3. Seegen, der Diabetes mellitus, 1870. Plósz und Tiegel, Pflüger's Archiv Bd. 7. v. Wittich, ebend. Luchsinger ebend. Bd. 8. Salamon, Virchow's Archiv Bd. 61. Goldstein, Würzburger Verhandl. N. F. Bd. 7. J. Forster, Zeitschr. f. Biologie Bd. 12.

als das Pfortaderblut (6—8 gegen 2—4,5 p. m.), und diese Fibrinmenge nahm, wenn das Blut längere Zeit in der Leber stagnirte, noch erheblich zu (bis auf 10—12,6 p. m.). Wenn nun in Bezug auf die rothen Blutkörper bedeutende Irrthümer stattfanden, so verlieren natürlich auch die Angaben über Vermehrung der Lymphkörper ihren Werth. Denn sollten die rothen Blutkörper an Zahl nicht zu-, sondern abgenommen haben, so würde sich eine relative Zunahme der Lymphkörper ergeben, ohne dass auch nur ein solches wirklich entstanden wäre. Die Annahme Lehmann's, dass in der Leber neben dem Untergang rother Blutkörper zugleich (ähnlich wie in der Milz) eine Neubildung von solchen und von Lymphkörpern stattfinde, ist daher bis jetzt zwar nicht mit Bestimmtheit widerlegt, aber auch nicht bewiesen. Die überdies zu Gunsten dieser Ansicht angeführten mikroskopischen Eigenthümlichkeiten der Blutkörper der Lebervene (kleinere, mehr sphärische Beschaffenheit und geringere Imbibitionsfähigkeit) konnten von Kölliker u. A. nicht mit Sicherheit bestätigt werden. Dagegen befinden sich mit der schon von E. H. Weber geäusserten Vermuthung, dass in der Leber von Embryonen und von aus dem Winterschlaf erwachenden Fröschen neue Blutkörper sich bilden, neuere Beobachtungen von E. Neumann im Einklang. Derselbe fand in der embryonalen Leber protoplasmatische Zellen, welche Blutkörper einschlossen, und welche demnach wahrscheinlich als Bildungszellen von Blutkörpern anzusehen sind. Vielleicht steht mit der Blutkörperchenbildung, die hiernach zunächst der embryonalen Leber und dann möglicher Weise der Leber überhaupt zuzuweisen wäre, auch die Beobachtung von Moleschott in Zusammenhang, dass bei entleberten Fröschen die Zahl der Lymphkörper im Blute zunimmt. Mit grösserer Sicherheit als auf eine Neubildung von Blutkörpern lässt sich aber auf eine Blutzersetzung in der Leber schliessen. Für einen massenhaften Untergang der Blutkörper in diesem Organ spricht nicht bloss die wahrscheinliche Entstehung des Glykogens und der Gallensäuren aus der Spaltung N-haltiger Körper sowie das Auftreten der ohne Zweifel aus dem Blutfarbstoff entspringenden Gallenfarbstoffe, sondern auch das von Meissner nachgewiesene reichliche Auftreten stickstoffhaltiger Excretionsstoffe im Lebergewebe, des Harnstoffs in der Säugethierleber, der Harnsäure in der Leber der Vögel, was eine wesentliche Betheiligung des Leberstoffwechsels an der Bildung dieser Excretionsbestandtheile wahrscheinlich macht (vgl. Harnabsonderung). Auf die Intensität des Leberstoffwechsels im Allgemeinen scheint ausserdem die hohe Temperatur des Lebervenenblutes sowie der Zusammenhang der Gallensecretion mit der Körperwärme hinzuweisen (vgl. Wärmebildung).

Der Grund, wesshalb die von der Leber bereitete Galle nur in die Gallenwege, der aus dem Glykogen gebildete Zucker aber ausschliesslich in das Blut übertritt, ist nicht vollständig aufgeklärt. Nach den gewöhnlichen Diffusionsgesetzen müsste namentlich der Zucker gleichzeitig in die Galle und in das Blut übergehen. Die Galle bleibt aber, wie Mosler gefunden hat, selbst nach Injection beträchtlicher Zuckermengen in's Blut noch zuckerfrei. — Wahrscheinlich ist sowohl das Pfortader- wie das Leberarterienblut an der Bildung der Stoffwechselproducte der Leber betheiligt, die Pfortader aber schon wegen der grösseren Blutmenge, die sie der Leber zuführt, in überwiegendem Grade. Schiff fand, dass nach Unterbindung der Leberarterie die Galle anscheinend in unverminderter Menge gebildet wurde, während nach Unterbindung der Pfortader die Gallensecretion aufhörte und in kurzer

Zeit der Tod erfolgte. Moos dagegen schloss aus seinen Versuchen, dass die Gallensecretion durch Unterbindung der Pfortader nur vermindert werde, und Oré zeigte, dass, wenn man die Pfortader durch allmäliges Zuschnüren langsam obliteriren lässt, die Thiere am Leben bleiben und fortfahren Galle zu secerniren. Endlich fanden Chrzonszczewsky und Kühne, als sie Thieren Indigcarmin in's Blut injicirten, dass der Farbstoff sowohl nach Unterbindung der Pfortader wie nach Unterbindung der Leberarterie in den Gallencapillaren sich ablagerte, im ersten Fall mehr in der Peripherie, im letzteren mehr im Centrum der Leberläppchen*).

IV. Die Athmung.

Die Athmung ist derjenige Theil des Ernährungsprocesses, welcher die Aufnahme und Abgabe der gasförmigen Stoffe umfasst. Dieser Austausch geschieht vorzugsweise durch besondere drüsenförmige Organe, die Lungen, neben denen als accessorische Respirationsapparate die Schweissdrüsen der Haut functioniren. Die Athmung setzt sich aus mechanischen Vorgängen, welche den Gasaustausch durch die Lungen beschleunigen, und aus chemischen Processen zusammen; auf beide ist das Nervensystem von wesentlichem Einflusse. Wir werden daher 1) die Structur der Athmungsorgane in ihrer Beziehung zur Function, 2) den Mechanismus, 3) den Chemismus der Athmung und 4) den Einfluss des Nervensystems auf dieselbe zu betrachten haben.

§. 77. Structur der Athmungsorgane.

1) Die Lunge ist im wesentlichen eine traubenförmige Drüse. (Fig. 24 S. 203.) Sie unterscheidet sich von den gewöhnlichen acinösen Drüsen dadurch, dass ihre einzelnen Endbläschen, die Lungenbläschen oder Malpighi'schen Bläschen, weniger von einander geschieden sind, sondern als mit einander communicirende Ausbuchtungen der feinsten Verzweigungen der Ausführungsgänge, der Bronchien, sich darstellen. Dadurch bekommt die Lunge auf ihrer Oberfläche und auf Durchschnitten nicht das

*) E. H. Weber, Ber. der sächs. Ges. 1850. Lehmann, physiol. Chemie, Bd. 2. Moleschott, Müller's Arch. 1853. Hirt, ebend. 1856. Mosler, Virchow's Archiv Bd. 13. David, die Gerinnung des Lebervenenblutes, Diss. Dorpat 1866. Meissner, Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 31. Oré, compt. rend. t. 43. Chrzonszczewsky, Virchow's Arch. Bd. 35. Neumann, Arch. der Heilkunde Bd. 15, 1874.

körnige Aussehen der acinösen Drüsen, sondern man bemerkt die Begrenzung der einzelnen Bläschen nur an den umgrenzenden Gefässen, und ebenso sind die aus mehreren Bläschen bestehenden sogenannten Lungenläppchen nur durch die gröberen Verästelungen der Gefässe von einander getrennt. Die Wandungen der $1/8$—$1/10$ Mm. messenden Lungenbläschen bestehen aus homogener Bindesubstanz. Die Innenfläche dieser Endbläschen trägt bloss beim Embryo ein ununterbrochenes Epithel aus rundlichen abgeplatteten Zellen. In der Lunge, welche längere Zeit geathmet hat, sind nur einzelne Zellen erhalten geblieben, zwischen denen die Capillargefässe der Alveolen frei zu Tage treten. Die grösseren Läppchen werden durch ein reichlich mit elastischen Elementen untermengtes Bindegewebe zusammengehalten. Die feinsten Bronchialäste, an welchen die Lungenbläschen aufsitzen, haben dieselbe homogene Wandung wie diese; sehr bald aber verdickt sich dieselbe, indem zunächst eine fibröse Hülle und sehr bald auch zwischen dieser und der innern Membran eine ringförmige Muskellage sie umgibt; ebenso treten schon an Canälchen von $1/5$ Mm. Durchmesser kleine Knorpelplättchen in der Wandung auf, die unter der fibrösen Hülle liegen. An den grossen Bronchien und der Luftröhre sind die Knorpelplättchen zu Halbringen geworden, und die quere Muskelschichte füllt nunmehr nur noch den nach hinten gelegenen freien Raum zwischen den Enden der knorpeligen Halbringe aus. Das Plattenepithel der kleinsten Bronchialäste wandelt sich, ebenfalls allmälig, in ein Flimmerepithel um, indem zunächst nur die abgeplattete Form der Zellen in die cylindrische übergeht und dann erst auf den einzelnen Cylindern Wimperhaare erscheinen; zwischen den Cylindern stehen einzelne Becherzellen. Die unter der Epithellage befindliche Membran endlich nimmt allmälig den Charakter einer gewöhnlichen Schleimhaut an.

Die Lunge besitzt, gleich der Leber, zweierlei blutzuführende Gefässe, die Bronchialarterien und die Lungenarterie, sie hat dagegen, verschieden von der Leber, auch zweierlei blutabführende Gefässe, Bronchialvenen und Lungenvenen. Die Bronchialgefässe sind die Ernährungsgefässe des Lungengewebes, sie versorgen die Bronchien, Bronchialdrüsen und Gefässe (als vasa vasorum) mit Blut und gehen theils in besondere Venen, Bronchialvenen, über, theils münden ihre Capillaren in das Capillarnetz der Pulmonalarterie. Das letztere verzweigt sich in den Lungenbläschen. Das Lungengewebe ist ferner reich an Lymphdrüsen und Lymphgefässen. Seine Nerven empfängt es vom Vagus und Sympathicus, die das vordere und hintere Lungengeflecht bilden und noch innerhalb der Lungensubstanz zu zahlreichen kleinen Ganglien treten.

Als chemische Bestandtheile des Lungengewebes sind, abgesehen von den Gewebsstoffen, die verschiedenen Producte der Gewebszersetzung, Harnsäure, Leucin, Taurin, Inosit, nachgewiesen. Verdeil fand eine eigenthümliche stickstoffhaltige Säure (Lungensäure), die zum Theil wenigstens ein Product postmortaler Zersetzung zu sein scheint und die stark saure

Reaction des Gewebes nach dem Tode bedingen mag. An Salzen finden sich vorwiegend phosphorsaure und Natronverbindungen.

Die Formbeschaffenheit der Endbläschen der Lunge wurde zuerst von Moleschott richtig erkannt, welcher zeigte, dass dieselben nicht, wie an andern acinösen Drüsen, gegen einander abgeschlossen sind, sondern vielfach communiciren. Von dem Epithel glaubte man früher, dass es erst in den feinsten Bronchien beginne. Eberth, J. Arnold und F. E. Schulze wiesen sein Verhalten in der embryonalen und in der respirirenden Lunge nach *).

2) Die Schweissdrüsen sind knäuelförmig verschlungene, von einem dichten Capillarnetz umflochtene Drüsenkörper, die entweder in der untersten Schichte der Lederhaut oder im Unterhautzellgewebe liegen; ihre Ausführungsgänge, die Schweisscanäle, treten in wellenförmigen Windungen zur Oberfläche. Die structurlose Membran dieser Drüsen ist von einem meistens ziemlich derben Bindegewebe umhüllt, wozu in den Ausführungsgängen oft noch eine Muskellage hinzukommt; ihre Innenfläche ist von rundlichen abgeplatteten Epithelzellen bekleidet.

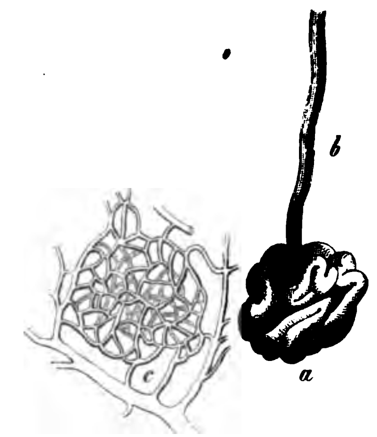


Fig. 67. Schweissdrüse: a der Drüsenkörper, b sein Anführungsgang (Schweisscanal), c Capillarnetz einer Schweissdrüse, nach Todd und Bowman.

Den Schweissdrüsen verwandte Gebilde sind die Talgdrüsen der Haut. In ihrer Form halten sie zwischen den schlauch- und traubenförmigen Drüsen die Mitte, indem der in einen Haarbalg einmündende Ausführungsgang bald einfach blindsackförmig endet, bald in mehrere Endbläschen übergeht. In ihrer Structur gleichen sie vollständig den Schweissdrüsen, sind aber dadurch ausgezeichnet, dass ihr Epithel in der Regel verfettet, wodurch sich die Drüse mit Fettkörnchen und Fetttröpfchen erfüllt, was bei den Schweissdrüsen ebenfalls, aber in geringerem Maasse vorkommt. Aus diesem Grund besorgen wesentlich nur die Schweissdrüsen die Hautrespiration, während die Talgdrüsen vorzugsweise ein öliges Secret liefern, an dessen Bildung sich die Schweissdrüsen wenig betheiligen. Die Ohrenschmalzdrüsen im äussern Gehörgang gleichen vollständig den Schweiss-, die Meibom'schen Drüsen im Augenlidknorpel den zusammengesetzten Talgdrüsen **).

---

*) Moleschott, de Malpighianis pulmonum vesiculis, Diss. Heidelberg 1845. Eberth, Archiv f. path. Anat., Bd. 24. J. Arnold, ebend. Bd. 27 u. 28. F. E. Schulze in Stricker's Handbuch.

**) Kölliker, Gewebelehre 5. Aufl.

§. 78. Mechanismus der Athmung.

Mechanische Veranstaltungen zur Unterhaltung des respiratorischen Gaswechsels sind nur bei dem Hauptathmungsorgan, bei der Lunge, getroffen, während an der Haut allein Gasdiffusion und Verdunstung einen weit langsameren Austausch bewirken. Die Mechanik der Respiration beschränkt sich daher auf die Betrachtung der Lungenathmung.

1) Rhythmus der Athembewegungen. Die Bewegungen des Athmens bestehen in rhythmischen Veränderungen des Raumes der Brusthöhle, welche durch die in bestimmten Pausen auf einander folgenden Zusammenziehungen und Erschlaffungen gewisser Muskeln bewirkt werden. Da die Lunge genau der Innenwand des Brustkastens anliegt, so folgt sie jeder Bewegung desselben. Den Veränderungen des Raumes der Brusthöhle entsprechen daher genau gleich grosse Veränderungen des Lungenvolums. In dem Maasse aber als die Lunge ausgedehnt wird, wird die Spannung der in ihr befindlichen Luft verringert, und muss zur Herstellung des Gleichgewichts zwischen Atmosphäre und Lungenluft durch Nase und Mundhöhle Luft in die Lunge eindringen. Wenn die Lunge durch Verengerung des Brustraumes zusammensinkt, wird hingegen die Spannung der in ihr befindlichen Luft vergrössert, und es muss nun zur Herstellung des Gleichgewichts Luft aus der Lunge in die Atmosphäre austreten. Die mit Luftaufnahme verbundene Erweiterung des Brustraums nennt man Einathmung (Inspiration), die mit Ausstossen von Luft verbundene Verengerung des Brustraums Ausathmung (Exspiration). Eine aufeinanderfolgende In- und Exspiration zusammen bezeichnet man als eine Athmung.

Die Zahl der Athmungen beträgt beim Erwachsenen im Mittel 16—24 in der Min., in den Extremen schwankt sie zwischen 9 und 40 (Hutchinson); beim Neugeborenen beträgt sie im Mittel 44 (schwankend zwischen 23 und 70, Quetelet). Die Athemfrequenz nimmt also mit dem Alter ab. Sie steht hierin wie überhaupt in naher Beziehung zur Pulsfrequenz: durchschnittlich kommt nämlich auf 4 Herzpulse eine Athmung.

Der Rhythmus der Athmungen ist ein sehr regelmässiger. Die Inspiration ist kürzer als die Exspiration, nach Vierordt im Verhältniss von 10 : 14—24. Die Inspiration geht unmittelbar in die Exspiration über. Vor jeder neuen Inspiration dagegen kommt eine Pause, die $^1/_5$—$^1/_8$ der Dauer einer Athmung ausmacht. In- und Exspiration beginnen langsam, steigen dann mit beschleunigter Geschwindigkeit an und verlieren sich zuletzt wieder sehr allmälig.

Quetelet hat für die Veränderungen der Athemfrequenz mit dem Alter folgende Tabelle gegeben

	Max.	Min.	Mittel.		Max.	Min.	Mittel.
Neugeborene	70	23	44	20—25 Jahre	24	14	18,7
5 Jahre	32	—	26	25—30 „	21	15	16
15—20 Jahre	24	16	20	30—50 „	23	11	18,1.

Die Regel, dass auf 4 Herzpulse ein Athemzug kommt, ist natürlich nur eine annähernde; sie verliert namentlich ihre Gültigkeit dann, wenn die Zahl der Athmungen sehr gering ist, in welchem Falle die Pulsbewegung um mehr als das 4fache grösser zu sein pflegt. Ueber den Rhythmus der Athembewegungen gewinnt man Aufschluss, indem man beim Menschen die eine Nasenhöhle, bei Thieren den einen Zweig einer in die Luftröhre gebundenen gespaltenen Röhre mit einem Alkoholmanometer in Verbindung setzt, auf dem ein leichter Schwimmer seine Bewegungen am Kymographion aufzeichnet. Vierordt und G. Ludwig registrirten statt dessen die Bewegungen der Bauchwände mittelst eines Fühlhebels. Weitere Methoden siehe bei Marey*).

2) Formveränderungen des Brustraumes. Bei der Einathmung erweitert sich der Brustraum in allen seinen Durchmessern; bei der Ausathmung kehrt er wieder zu seiner ruhenden Form zurück. Der Breite- und Tiefedurchmesser wird durch die Bewegung der Rippen, der Längsdurchmesser durch das Herabsteigen des Zwerchfells, bei tiefen Inspirationen ausserdem durch Hinaufsteigen des Schlüsselbeins und Streckung der Wirbelsäule vergrössert. Die Rippen sind hinten mit den Wirbelkörpern, vorn mit dem Brustbein durch Gelenke verbunden. Die vordere Verbindung liegt tiefer als die hintere und rückt bei den unteren Rippen relativ immer tiefer herab. Jede Rippe führt nun eine zusammengesetzte Bewegung aus. Ihr vorderes Ende wird nämlich etwas in die Höhe geführt, durch die vereinigte Wirkung aller Rippen wird daher das Brustbein gehoben. Diese Bewegung ist aber an den unteren Rippen wegen ihres schrägeren Verlaufs viel beträchtlicher als an den oberen. Ausserdem führt jede Rippe eine zweite Bewegung um eine durch ihre beiden Ansatzpunkte von vorn nach hinten gelegte Axe aus. Durch die Hebungsbewegung der Rippen wird der Tiefedurchmesser, durch die Drehungsbewegung derselben wird der Breitedurchmesser des Brustraums vergrössert. Die Verlängerung des Brustraums geschieht bei ruhigem Athmen auf Kosten des Bauchraums durch Hinabsteigen des Zwerchfells, bei sehr tiefem Athmen zugleich nach oben hin durch Hinaufziehen des Schlüsselbeins und der Schulter. Bei ruhigem Athmen wird daher der obere Theil des Bauchs durch den Druck des herabsteigenden Zwerchfells während der Inspiration hervorgetrieben, bei tiefem Athmen hingegen wird, da das Zwerchfell der Aufwärtsbewegung der Rippen folgen muss, der Bauch etwas eingezogen.

---

*) Hutchinson, Thorax in Todd's Cyclop. Quetelet, sur l'homme. Vierordt, Respiration im Handwörterb. der Physiol. Vierordt und Ludwig, Archiv f. physiol. Heilk., Bd. 14. Marey, du mouvement etc. 1868.

Die Formveränderungen des Thorax beim Athmen zeigen bemerkenswerthe Unterschiede beim männlichen und beim weiblichen Geschlechte. Beim Manne überwiegt das Hinabsteigen des Zwerchfells, beim Weibe die Bewegung der Rippen, bei jenem ist daher die Bewegung der Bauchwand (das Abdominalathmen), bei diesem die Bewegung der Brustwand (das Costalathmen) ausgesprochener.

Sibson untersuchte die Veränderungen des Tiefedurchmessers der Brust und des Bauchs an verschiedenen Stellen mittelst eines besonderen Instrumentes (Thoracometer). Dieselben betrugen bei ruhigem Athmen am obern Theil des Thorax 0,03—0,07, in der Gegend der 10. Rippe 0,09—0,1, in der Mitte des Bauches 0,25—0,3 und tiefer unten wieder 0,08—0,09 engl. Zolle. Bei sehr tiefen Inspirationen nimmt diese Grösse um das 10- bis 30fache zu. Die Zunahme ist aber am obern Theil des Thorax viel beträchtlicher als am untern und am Bauch. Bei möglichst tiefer Inspiration betrug die Ausdehnung am obern Theil des Thorax 1 Zoll, sie sank dann vom Ende des Brustbeins an bis zur 10. Rippe allmälig auf 0,6 und stieg am Bauch wieder auf 1 Zoll.

Die Ursachen der Geschlechtsverschiedenheiten in den Athembewegungen sind noch nicht völlig aufgeklärt. Auf die Kleidung lassen sich dieselben nicht zurückführen, da sie nach Hutchinson angeboren sind. Uebrigens kommen zuweilen beim Manne Annäherungen an den weiblichen und beim Weibe Annäherungen an den männlichen Respirationstypus vor*).

3) Muskelwirkungen bei der Athmung. Die Muskelwirkung, welche die beschriebenen Formveränderungen verursacht, geht bei ruhigem Athmen fast ausschliesslich von dem Zwerchfell und den Zwischenrippenmuskeln aus, während bei sehr intensiven Athembewegungen auch die Strecker der Wirbelsäule und diejenigen am Schädel oder den oberen Extremitäten sich ansetzenden Muskeln, die vom Thorax entspringen, betheiligt sind. Da die Bauchdecken und Baucheingeweide weich und zusammendrückbar, die Lungen dagegen sehr elastische Organe sind, welche dem auf die Innenfläche ihrer Alveolen wirkenden Luftdruck einen der Grösse ihrer Elasticität entsprechenden Widerstand entgegensetzen (s. §. 12, S. 30), so steht das Zwerchfell vom Bauchraume her unter einem grössern Drucke als vom Brustraume aus, und es ist desshalb gegen die Brusthöhle gewölbt. Zieht es sich zusammen, so muss sich diese Wölbung mehr oder weniger ausgleichen, indem die rothen Seitentheile des Zwerchfellgewölbes sich abflachen und herabsteigen. Das sich contrahirende Zwerchfell vergrössert somit die Brusthöhle in ihrem Längsdurchmesser. Unter den Zwischenrippenmuskeln sind es vorzugsweise die äusseren, welche bei der Inspiration thätig sind. Jeder äussere Zwischenrippenmuskel läuft vom untern Rand einer Rippe schräg nach vorn und unten zum obern Rand der nächsten. Die Wirkung dieser Muskeln wird bei tieferem Athmen

*) Sibson, Lond. med. chir. transactions, vol. 31. Donders, Physiol. Bd. 1.

durch die ähnlich verlaufenden Rippenheber unterstützt. Die innern Zwischenrippenmuskeln gehen umgekehrt vom untern Rand einer Rippe schräg nach hinten zum obern Rand der nächsten. Nach ihrem Verlauf müssen die äussern Zwischenrippenmuskeln bei ihrer Verkürzung die Rippen nach oben ziehen und die Zwischenrippenräume erweitern, die inneren Zwischenrippenmuskeln üben die gleiche Wirkung jedenfalls mit ihren vordersten zwischen den Rippenknorpeln ausgespannten Bündeln aus, während von der weiter zurückgelegenen, zwischen den Knochen ausgespannten Abtheilung derselben ihrem Verlauf nach erwartet werden könnte, dass sie die Rippen nach unten ziehen und die Zwischenrippenräume verengern. Da aber ausserdem jede Rippe um eine durch ihren vordern und hintern Befestigungspunkt gelegte Axe gedreht wird, eine Drehung, welche bei ruhiger Athmung namentlich an den obern Rippen weit bedeutender ist als die Hebung des Brustbeins, und durch welche die inspiratorische Vergrösserung des Querdurchmessers zu Stande kommt, so sind ohne Zweifel auch die innern Zwischenrippenmuskeln bei der Inspiration betheiligt. Indem nämlich nach dem Hebelgesetz jede Rippe um so leichter bewegt werden muss, je ferner von den beiden Befestigungsstellen (am Brustbein und an der Wirbelsäule) die bewegende Kraft angreift, so müssen die innern wie die äussern Zwischenrippenmuskeln die Rippen um jene durch den vordern und hintern Befestigungspunkt gelegte Axe nach oben drehen, weil bei beiden der Ansatz an der oberen Rippe der relativ festere Punkt ist. Wahrscheinlich hat der entgegengesetzte Verlauf der innern Intercostalmuskelfasern nur den Zweck, der die Rippen zugleich nach hinten ziehenden Wirkung der äussern Zwischenrippenmuskeln das Gleichgewicht zu halten. Auch die Beobachtung am blossgelegten Thorax scheint für die Inspirationsfunction aller Zwischenrippenmuskeln zu sprechen.

Bei ruhigem Athmen findet hiernach nur während der Einathmung eine active Muskelwirkung statt, indem das Zwerchfell und die Zwischenrippenmuskeln sich contrahiren, bei der Ausathmung wird das Zwerchfell durch den höhern Druck in der Bauchhöhle von selbst wieder nach oben gedrängt, und der ausgedehnte Thorax kehrt durch seine Elasticität zur früheren Form zurück. Bei starken Athmungsbewegungen tritt dagegen sowohl für In- als Exspiration noch eine Reihe anderer Muskeln in Thätigkeit. Dies sind ausser den Streckern der Wirbelsäule, welche zugleich bei der Vergrösserung des Längendurchmessers der Brust mitwirken können, Muskeln, die theils von der Wirbelsäule, theils vom Schädel, theils vom Schulterblatt oder Arm entspringend sich am Brustkasten inseriren. Diese Muskeln wirken hierbei in einer Richtung, die ihrer normalen Wirkung gerade entgegengesetzt ist, indem sie den sonst beweglichen Punkt (an Kopf, Schulter, Arm) zum festen Punkt und den sonst festen Punkt am Thorax zum beweglichen Punkt machen. Sie können daher auch nur in solcher Weise wirken, wenn jene sonst beweglichen Punkte entweder durch

andere Muskeln oder durch äussere Hülfsmittel fixirt sind. Die tiefe Exspiration wird namentlich durch die das Zwerchfell gewaltsam in die Höhe treibende Bauchpresse ausgeführt.

Ueber die Function der Intercostalmuskeln sind seit dem zwischen Haller und Hamberger hierüber geführten Streit die Ansichten der Physiologen getheilt. Haller nahm auf Vivisectionen gestützt an, dass äussere und innere Intercostalmuskeln als Inspiratoren wirken, Hamberger erklärte, nur die äussern und der zwischen den Knorpeln ausgespannte Theil der innern Zwischenrippenmuskeln (mm. intercartilaginei) könnten Inspiratoren sein, der hintere Theil der letztern müsse eine exspiratorische Wirkung haben. Er stützte sich dabei auf folgendes Schema. Es seien (Fig. 68) a b und c d die Richtungen des knöchernen Theils zweier Rippen. Gehen diese bei der Inspiration in die Stellungen a b' und c d' über, so nimmt zugleich ein Muskel von der Lage m n (intercostal. ext.) die Lage m' n' an, offenbar hat er sich dabei verkürzt, d. h. er ist ein Inspirationsmuskel. Ein Muskel von der Lage o p (intercostal. int.) dagegen geht in die Lage o' p' über, wobei er sich verlängert, d. h. er ist ein Exspirationsmuskel. Anders verhält es sich wieder mit den zwischen den Knorpeln gelegenen Portionen der Intercostales interni. Die Knorpel haben die Stellungen b e, d e; bewegen sie sich aufwärts in die Stellungen b' e', d' e', so muss ein zwischen ihnen ausgespanntes Muskelbündel von der Richtung g r in die Richtung g' r' übergehen, d. h. sich verkürzen. Gegen diesen Beweis, dem sich neuerdings Donders, Traube u. A. im Wesentlichen angeschlossen haben, lässt sich einwenden, dass er kein wahres Schema des wirklichen Verhaltens gibt, indem er nur die beim ruhigen Athmen sehr geringfügige Hebung des Brustbeins, nicht aber die Drehung um die Tiefenaxe berücksichtigt, durch welche der Querdurchmesser des Brustraums vergrössert wird. Die Rippen sind überdies sehr ungleich beweglich. Die obersten bleiben fast vollkommen fixirt während der Ein- und Ausathmungsbewegungen. Eine Erweiterung der Zwischenrippenräume, wie das Schema voraussetzt, findet daher mindestens am obern Theil des Thorax nicht statt. Wo die Zwischenrippenräume sich erweitern (nach Sibson geschieht es an den vier untern Rippen), da kann dann allerdings die bei der Drehung der Rippen um die Tiefenaxe entstehende Verkürzung wieder compensirt werden. Auch hier werden aber noch die Intercostales interni insofern Hülfsmuskeln der Inspiration sein, als sie die nach hinten gehende Componente des Zugs der Intercostales externi, durch welche der Tiefedurchmesser des Brustraums verkürzt würde, aufheben. — Auf die Aenderung der Form des Brustraumes können, wie Volkmann bemerkt hat, die oberen und die unteren Rippen nicht in vollkommen gleicher Weise wirken. Die Drehungsaxen aller Rippen liegen nämlich nahezu in der Horizontalebene, aber in schräger Richtung, so dass sie nicht auf der Medianebene des Körpers senkrecht stehen, sondern mit ihr einen Winkel bilden, der kleiner als 90° ist. Dieser Winkel ist nun zugleich bei den einzelnen Rippen verschieden, indem er von oben nach unten kleiner wird, nämlich von ungefähr 73° 30' bis auf 50° sinkt, so dass die Drehungsaxe der unteren Rippen

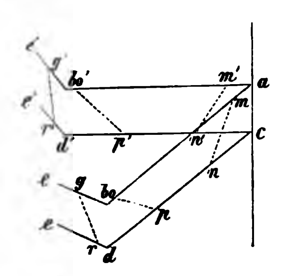


Fig. 68. Hamberger's Schema der Intercostalmuskeln.

sich mehr der Sagittalebene, die der oberen sich mehr der Frontalebene nähert. Hierdurch aber müssen die unteren Rippen mehr zur Verbreiterung, die oberen mehr zur Vertiefung des Thorax beitragen, ein Resultat, mit welchem auch die Beobachtung der äusseren Formänderungen des Thorax übereinstimmt.

Die bei der tiefen Inspiration wirkenden Muskeln sind die musculi scaleni, serrati postici, sternocleidomastoidei, die Strecker der Wirbelsäule, die Rumpfschulterblatt- und Rumpfarmmuskeln; davon pflegen namentlich die letztern, welche zur Wirkung auf den Thorax die Fixation von Schulter und Arm erfordern, nur bei intensiver Athemnoth in Thätigkeit zu kommen. Zur tiefen Exspiration wirken die Muskeln der Bauchpresse, der Triangularis sterni, der die Rückkehr der Rippenknorpel in die Exspirationsstellung befördert, und die Beuger der Wirbelsäule, ausserdem vielleicht die untersten Intercostales interni, insofern dieselben bei alleiniger Verkürzung eine Verengerung der Intercostalräume bewirken können *).

4) Athemgrösse. Die Luftmenge, welche die Lunge enthält, ist im normalen Zustand veränderlich theils nach dem Volum der Lunge, theils nach der in Folge von In- oder Exspiration gerade stattfindenden Erweiterung oder Verengerung des Brustraums. Die gesammte Quantität Luft zu bestimmen, welche die Lunge vermöge ihres Volumens fassen kann, ist während des Lebens unmöglich. Man sucht aber den relativen Luftraum einer Lunge annähernd festzustellen, indem man dasjenige Luftvolum misst, welches nach der tiefsten Inspiration durch die tiefste Exspiration aus der Lunge entleert wird. Dieses Luftvolum wird als die Athemgrösse oder vitale Capacität der Lunge bezeichnet.

Die vitale Capacität schwankt beim Erwachsenen unter normalen Verhältnissen zwischen 2000 und 4500 Cub.-Cm., bei kräftigen Männern beträgt sie im Mittel 3770 Cub.-Cm. (Hutchinson). Sie ist bei Männern grösser als bei Frauen, steigt von der Geburt an bis zum 35. Jahr und nimmt dann wieder allmälig ab. Sie zeigt ferner zahlreiche individuelle Verschiedenheiten. Diese lassen sich meistens annähernd nach dem Volum des Brustkorbs bemessen. Da letzteres im Allgemeinen sich ungefähr nach der Körpergrösse und dem Brustumfang richtet, so hat man bestimmte Beziehungen zwischen diesen Factoren der Gestalt und der vitalen Capacität aufzufinden gesucht (Hutchinson, Arnold). Wo nach Berücksichtigung dieser Factoren eine auffallend niedrige vitale Capacität gefunden wird, da pflegt man einen pathologischen Zustand des Lungengewebes zu vermuthen.

Die als vitale Capacität gefundene Luftmenge gibt aber nicht die gesammte Luftquantität, welche die Lunge fassen kann, sondern selbst nach

*) Hutchinson, med.-chir. transactions vol. XXIX. Sibson, ebend. vol. XXXI. Ludwig, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 2. Budge, Archiv für physiol. Heilkunde, n. F. Bd. 1. F. Arnold, die physiologische Anstalt zu Heidelberg, 1858. Bäumler, die Wirkung der Zwischenrippenmuskeln, Dissert. Erlangen 1860.

der tiefsten Exspiration bleibt noch immer rückständige Luft in der Lunge zurück. Diese kann nur an Leichen durch Eröffnung des Thorax aus der Lunge ausgetrieben werden. Ihre Menge ist zu 1400 bis 2000 Cub.-Cm. gefunden worden. Die gesammte Luftmenge, welche die Lunge bei tiefster Inspiration fassen kann, würde hiernach 3400—6500 Cub.-Cm. betragen.

Die bei einer gewöhnlichen Athmung aufgenommene Luftmenge oder das Volum des mittleren Athmens variirt beträchtlich. Vierordt fand es im Mittel = 500, Panum bei ruhigem Athmen = 519,2 Ccm., zwischen 490 und 540 schwankend. Es nimmt ab mit der Frequenz der Athemzüge, aber bei weitem nicht in gleichem Verhältnisse, so dass bei frequenterer Athmung immerhin der Luftwechsel grösser ist. Ausserdem nimmt es im Allgemeinen zu mit der vitalen Capacität der Lunge. Aufenthalt in comprimirter Luft bewirkt Steigerung der vitalen Capacität und des mittleren Athemvolums (v. Vivenot, C. W. Müller), während die Athemzüge langsamer werden und Pulsfrequenz und Blutdruck abnehmen (Panum). Die entgegengesetzten Erscheinungen werden durch das Verweilen in luftverdünnten Räumen hervorgerufen. Ausserdem beeinflussen die Beschaffenheit der Einathmungsluft und des Blutes sowie die Zustände des Nervensystems (Dyspnö und Eupnö) mit dem Chemismus des Gaswechsels zugleich die Grösse des Athemvolums (vgl. §. 79, 4 u. §. 80).

Nimmt man die mittlere Athemfrequenz zu 19 in der Minute an, so beträgt die in dieser Zeit aufgenommene und wieder ausgestossene Luftmenge 19 $\times$ 500 = 9500. Die durch eine Exspiration ausgestossene Luftmenge steht nach Vierordt zu der vitalen Capacität annähernd in dem constanten Verhältniss 1 : 4,75.

Nach Hutchinson entspricht bei einer Grösse zwischen 5 und 6 engl. Fuss jeder Zoll in der Zunahme der Körpergrösse einer Zunahme der vitalen Capacität von 130 Cub.-Ctm. Nach Arnold steht die Athemgrösse mit der Körperlänge und dem Brustumfang in einem solchen Zusammenhang, dass von einer Körperlänge von 155 Ctm. und einem Brustumfang von 65 Ctm. an einer Zunahme der Körperlänge um 2,5 Ctm. und ebenso einer Zunahme des Brustumfangs um 2,5 Ctm. ein Wachsthum der Athemgrösse um 150 Cub.-Ctm. entspricht, so dass also z. B., wenn gleichzeitig Körperlänge und Brustumfang jedes um 2,5 Ctm. vergrössert wird, die vitale Capacität dann um 300 Cub.-Ctm. zunimmt. Für Frauen gilt diese Regel mit der Beschränkung, dass für je 2,5 Ctm. Körperlänge die Athemgrösse nur um 100 Cub.-Ctm. wächst. Natürlich sind alle diese Zahlen nur Mittelzahlen und verlieren im einzelnen Fall häufig ihre Gültigkeit. Fabius und Buys-Ballot haben daher versucht, noch einen dritten für die Athemgrösse bestimmenden Factor, die Beweglichkeit des Thorax, mit in Rechnung zu ziehen. Je mehr man damit die wirklichen Bedingungen der Athemgrösse erschöpft, um so weniger sind aber die Resultate zu dem meistens dabei angestrebten Zwecke, nämlich zur Diagnose pathologischer Zustände mittelst der vitalen Capacität, unmittelbar zu brauchen, da die aufgenommenen Factoren, wie z. B. Brustumfang und Beweglichkeit des Thorax, selbst durch die pathologischen Zustände verändert werden. Zur Untersuchung

der Wirkung des gesteigerten Luftdrucks auf die Mechanik und den Chemismus (s. §. 79) der Athmung hat man die in neuerer Zeit mehrfach zu therapeutischen Zwecken angewandten »pneumatischen Heilapparate« benützt. Vivenot glaubte zu finden, dass der Aufenthalt unter dem höheren Druck eine längere Nachwirkung im gleichen Sinne hinterlasse; von Panum konnte jedoch dieses Resultat nicht bestätigt werden*).

Die Bestimmung der vitalen Capacität geschieht mit Hülfe des von Hutchinson construirten Spirometers (Fig. 69). Derselbe besteht aus einem grossen Wasserbehälter von Blech B. In diesem befindet sich

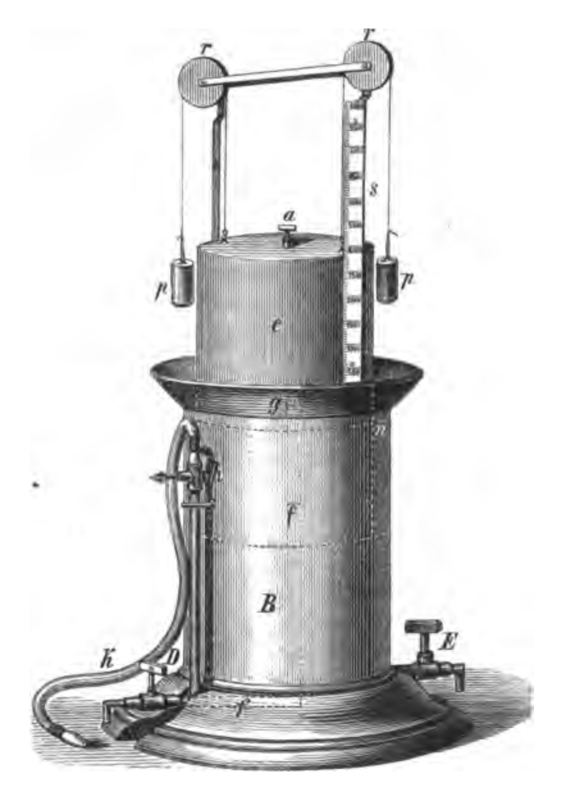


Fig. 69. Spirometer nach Hutchinson.

ein Cylinder C, der unten vollkommen offen ist und oben bei a eine verschliessbare Oeffnung hat. Der Cylinder C ist durch zwei Schnüre, die über die Rollen r laufen, mit den Gewichten p verbunden, welche genau dem Gewicht von C

*) Hutchinson, medico-chirurg. transactions, vol. 29. Vierordt, Physiol. des Athmens, 1846. Arnold, die Athmungsgrösse des Menschen, 1855. Fabius, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 4. Donders, ebend. v. Vivenot, Virchow's Archiv Bd. 33. C. W. Müller, Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 33. Panum, Pflüger's Archiv Bd. 1.

gleich sind, so dass der Cylinder in jeder Lage im Gleichgewicht bleibt. Aus dem Behälter B tritt unten eine Röhre f, die in der Axe des Cylinders in die Höhe läuft und hier bei g etwas über der Wasserfläche n mündet. Aussen bei h ist dieselbe durch einen Hahn verschliessbar, und sie steht hier mit dem Kautschukschlauch k in Verbindung; letzterer trägt ein Mundstück. Die Röhre f hat nach unten eine seitliche Ausflussöffnung mit einem Hahn D, den man öffnet, wenn etwa in die Röhre gekommenes Wasser entfernt werden soll. Ebenso hat der Behälter B unten einen Hahn E zur Entfernung überschüssigen Wassers. Um die vitale Capacität eines Menschen zu bestimmen, wird a geöffnet und C herabgelassen. Dann lässt man, während a geschlossen und der Hahn h offen ist, durch k exspiriren, worauf C in die Höhe steigt. An der Scala s lässt sich direct die Luftmenge messen, die hierbei in C eingedrungen ist.

5) In- und Espirationsdruck. Da die Lunge vermöge ihrer Elasticität einen Druck auf die in ihr enthaltene Luft ausübt, so befindet sich die innere Wandung des Thorax immer unter einem um den Betrag der Lungenelasticität verminderten Atmosphärendruck. Man gewinnt desshalb ein Maass für die elastische Kraft der Lunge, wenn man an der Leiche den aussen und innen auf den Alveolen der Lunge lastenden Druck dadurch ausgleicht, dass man die Brustwand eröffnet. Die Kraft, mit welcher dann die Lunge zusammensinkt, entspricht der elastischen Kraft, mit der sie dem von den Bronchialröhren her wirkenden Luftdruck das Gleichgewicht hält. Sie ist im Mittel gleich einer Quecksilbersäule von 7,5 Mm.; bei einer schwachen, der gewöhnlichen Inspiration entsprechenden Luftfüllung der Lunge steigt diese Kraft auf 8—9, bei einer möglichst starken, der tiefsten Inspiration entsprechenden Luftfüllung bis auf 30 Mm. Hg. Die Inspirationsmuskeln müssen ausser den Widerständen am Thorax die elastische Kraft der Lunge überwinden, während die Exspiration durch dieselbe unterstützt wird. Hieraus erklärt es sich, dass der negative Inspirationsdruck kleiner als der positive Exspirationsdruck ist. Jener hält bei ruhigem Athmen nur einer Quecksilbersäule von 1 Mm., dieser einer solchen von 2—3 Mm. das Gleichgewicht. Bei sehr tiefem Athmen steigt der Inspirationsdruck auf — 57, der Exspirationsdruck auf + 87 Mm. Hg (Donders).

Den In- und Exspirationsdruck hat zuerst Valentin gemessen, indem er in ein Manometer ein- und ausathmete. Er erhielt jedoch hierbei wegen der Saugkraft der Mundmuskeln viel zu grosse Werthe. Donders vermied diesen Uebelstand dadurch, dass er das Manometer, während die übrigen Luftwege geschlossen waren, luftdicht mit einer der Nasenöffnungen verband *).

6) Respirationsgeräusche. Die Bewegung der Luft bei der In- und Exspiration ist mit Geräuschen verbunden, die an den verschiedenen Stellen der Brustwand eine verschiedene Beschaffenheit zeigen. Das an der

*) Valentin, Lehrb. der Physiologie, Bd. 1. Donders, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 3.

Luftröhre und den grossen Bronchien wahrzunehmende Geräusch, das s. g. Bronchialgeräusch, gleicht einem gutturalen Ch und hat seine grösste Stärke bei der Exspiration; das am Lungenparenchym hörbare Geräusch entspricht einem leisen Sz, wie es zu Stande kommt, wenn man einen Luftstrom zwischen Zähnen und Lippen hindurchtreibt, seine Tonlage ist weit höher als die des ersten, und es hat seine grösste Stärke bei der Inspiration. Ihren Grund haben beide Geräusche in wirbelnden Bewegungen der Luft, wie sie überall entstehen, wo die Luft aus einem engeren in ein weiteres oder aus einem weiteren in ein engeres Rohr einströmt. In den Luftwegen gibt es zwei Stellen, an denen plötzliche Aenderungen des Lumens vorkommen: der Uebergang des Kehlkopfs in die Rachenhöhle, hier ist der Ursprung des Bronchialathmens, und der Uebergang der Lungenbläschen in die feinsten Bronchien, hier entsteht das Vesiculärathmen. Dort ist wegen der grösseren Ausdehnung des Raumes, dessen Luftsäule schwingt, die Tonlage tiefer, überdies ist das Geräusch intensiver, weil es vorzugsweise in den starren Wänden der Luftröhre und Bronchien fortgeleitet wird. Alle Geräusche ähnlichen Ursprungs sind stärker, wenn die Luft aus einem engeren in einen weiteren Raum einströmt als umgekehrt: ebendesshalb hat das Bronchialathmen bei der Exspiration, das Vesiculärathmen bei der Inspiration seine grösste Intensität.

Der Ausdruck „Bronchialathmen“ ist insofern nicht correct, als er die Vorstellung erweckt, das Geräusch entstünde in den Bronchien, was, wie bemerkt, nicht der Fall ist. Allerdings aber ist die Intensität des Geräusches wesentlich von der Starrheit der Bronchialwände abhängig. Wo daher die letztere zunimmt, z. B. durch Anlagerung fester Exsudate, da wird seine Intensität und Ausbreitung bedeutend gesteigert, während zugleich, weil die Exsudate die Lungenalveolen ausfüllen, das Vesiculärathmen beschränkter wird oder ganz verschwindet. Häufig werden dann auch die in den Stimmorganen erzeugten Sprachlaute durch das verdichtete Gewebe fortgeleitet (Bronchophonie). Rasselgeräusche entstehen in den Luftwegen, wenn Flüssigkeiten in dieselben ergossen werden: sie sind durch platzende Luftbläschen bedingt, und ihre Tonlage ist von der Grösse der in diesen Bläschen enthaltenen Lufträume abhängig. Näheres über die physikalischen Bedingungen dieser pathologischen Geräusche siehe in den Lehrbüchern der Diagnostik und in meinem Handbuch der med. Physik S. 181 u. f.

§. 79. Chemismus der Athmung.

Der Austausch der respiratorischen Gase setzt sich aus der Lungenathmung und der Hautathmung zusammen, beide vereinigt bilden den Gesammtgaswechsel. Die allgemeinen Bedingungen, welche auf die Respiration von Einfluss sind, influiren meistens gleichzeitig beide Formen des Athmungsprocesses. Wir werden daher, nachdem wir die Betheiligung von Lungen und Haut an der Respiration kennen gelernt haben, bei Betrachtung der wichtigsten allgemeinen Verhältnisse derselben den Gesammt-

gaswechsel zu Grunde legen. Endlich aber werden die inneren Vorgänge zu besprechen sein, aus welchen der ganze Gaswechsel durch Lungen und Haut hervorgeht, und welche man, gegenüber der äusseren, als die innere Athmung zu bezeichnen pflegt.

1) Lungenathmung. Die eingeathmete und die durch die Lungen ausgeathmete Luft unterscheiden sich hauptsächlich in Bezug auf das quantitative Verhältniss der Gase, die sie zusammensetzen. Als inspirirtes Gasgemenge dient in weitaus den meisten Fällen die gewöhnliche atmosphärische Luft: sie zeigt eine sehr constante Zusammensetzung, nämlich in 100 Volumtheilen 20,81 O, 79,15 N, 0,04 CO_2. Die Exspirationsluft ist wechselnder zusammengesetzt, im Durchschnitt führt sie 6,03 O, 79,55 N, 4,38 CO_2 (Brunner und Valentin). Während also der N in seiner Menge ungefähr gleich bleibt und der O auf $^1/_3$—$^1/_4$ sinkt, nimmt die CO_2 reichlich um das 100fache ihres Volums zu. Die inspirirte Luft enthält ferner wechselnde, übrigens sehr kleine Mengen von Wasserdampf, die exspirirte ist nahezu damit gesättigt. Endlich führt die letztere in den meisten Fällen Spuren von Ammoniak, auch wenn solche in der Inspirationsluft fehlen. Die Temperatur der ausgeathmeten Luft beträgt im Mittel 36,35° C. (Weyrich), sie schwankt zwischen 30 und 40° C., ist also meistens bedeutend höher als die Temperatur der Einathmungsluft; nur wenn die letztere ungewöhnlich (über 40° C.) erhitzt ist, kann die Exspirationsluft in Folge der durch die Wasserverdunstung in der Lunge bewirkten Abkühlung um 1—2° niedriger temperirt sein. In Folge der Ausdehnung durch die höhere Temperatur und der Tension der Wasserdämpfe ist das in einer gegebenen Zeit ausgeathmete Luftvolum grösser als das eingeathmete. Reducirt auf gleiche Temperatur und gleiche Spannung der Wasserdämpfe ist dagegen das ausgeathmete Luftvolum um $^1/_{40}$—$^1/_{50}$ kleiner als das eingeathmete. Dies rührt davon her, dass ein grösseres Volum O in der Lunge verschwindet als CO_2 in ihr frei wird; das ausgeschiedene CO_2-Volum ist nämlich um $^1/_4$—$^1/_5$ kleiner als das aufgenommene O-Volum. Da nun 1 Vol. O mit C verbrannt gerade 1 Vol. CO_2 liefert, so kommt demnach nicht aller bei der Inspiration aufgenommene O bei der Exspiration wieder zum Vorschein, sondern es muss ein Theil desselben zur Oxydation von Producten verwendet werden, welche in andern Excreten den Körper verlassen. An Gewicht ist trotzdem das exspirirte grösser als das inspirirte Luftvolum, weil die CO_2 ein bedeutend höheres specifisches Gewicht besitzt als der O (1,519 : 1,103, die Luft = 1 gesetzt). Im Mittel ist der Quotient $\frac{CO_2}{O}$ (das Verhältniss des exspirirten CO_2-Volums zu dem bei der Inspiration verschwundenen O) beim Menschen 0,906, kann aber häufig unter diese Grösse herabsinken (Brunner und Valentin); bei Kaninchen schwankt derselbe zwischen 0,43 und 0,92 (Sanders-Ezn). Uebrigens können sich die Aufnahme von O und die Ausscheidung von CO_2 auch ungleich nach der Zeit vertheilen, so dass

während einer gewissen Periode mehr O inspirirt, während einer andern mehr CO_2 exspirirt wird, als den Durchschnittszahlen aus einer längeren Zeitdauer entspricht (s. unten 4). Die stündlich exspirirte CO_2-Menge fand Scharling im Mittel = 36, Panum = 34 Grm., die täglich durch die Lungenathmung gelieferte CO_2 würde darnach 867—816 Grm, oder etwa 450000 Cub.-Cm. betragen. Nimmt man den Quotienten $\frac{CO_2}{O}$ zu 0,906 an, so würde demnach die täglich inspirirte O-Menge etwa auf 500000 Cub.-Cm. oder 745 Grm., 31 Grm. stündlich, zu schätzen sein. Die tägliche Wasserausscheidung durch die Lungen berechnet Valentin zu 349,9—773,3, im Mittel zu 540 Grm., also die stündliche zu 22,5 Grm.

Der beträchtliche Kohlensäure-Gehalt der Exspirationsluft lässt sich leicht an dem Niederschlag von kohlensaurem Kalk oder Baryt nachweisen, der in Kalk- oder Barytwasser entsteht, wenn man in dasselbe exspirirt. Ammoniak ist in der Exspirationsluft entweder durch die Gelbfärbung des Nessler'schen Reagens (Lösung von Quecksilberjodid in Jodkalium) oder (weniger sicher) durch die Violettfärbung des gelben Hämatoxylinpapiers zu erkennen. Thiry hat auf diese Weise, indem er durch ein zur Absorption von etwaigem NH_3 in der äussern Luft mit HCl gefülltes Rohr einathmete, in der Exspirationsluft stets NH_3 gefunden. Neuerdings haben Voit und Bachl dieses Resultat angezweifelt, weil sie bei Einhaltung aller Vorsichtsmassregeln (Vermeidung von NH_3-haltigem Aetzkali zur Absorption der exspirirten CO_2) öfter NH_3 in der Exspirationsluft von Thieren vermissten. Doch fand Schenk unter Beobachtung dieser Vorsichtsmassregeln in der Exspirationsluft des Hundes eine NH_3-Menge, welche auf den ganzen Tag berechnet einer Ausscheidung von 0,087—0,124 Grm. entsprach. Ob der freie Stickstoff in einem gewissen Grade an dem Gasaustausch der Lunge betheiligt sei, ist noch nicht mit Sicherheit entschieden. Scheremetjewsky fand in der Mehrzahl der Versuche ein Deficit von N im Lungenathmungsraum, was auf eine N-Absorption bei der Athmung hindeuten würde. Aber da es sich hierbei um sehr geringe Mengen handelt, so bedarf diese Frage noch einer genaueren directen Untersuchung. Die Tension des Wasserdampfes der Exspirationsluft beträgt nach Weyrich, auf 0° und 760 Mm. Druck reducirt, 4,36 Mm. Hg, was der Tension eines mit Wasserdampf gesättigten Raumes (4,5 Mm.) nahezu gleichkommt. Die Temperatur der exspirirten Luft fanden Brunner und Valentin bei — 6,3° äusserer Lufttemperatur = 29,8, bei + 15 bis 20 = 37, bei + 41,9 = 38,1° C.*). Die quantitativen Methoden zur Bestimmung des Lungengaswechsels s. unten (S. 393 f.).

2) Hautathmung und Schweissabsonderung. Der durch die Haut stattfindende Gaswechsel, den man, zum Unterschied von der Lungen-

*) Valentin, Lehrb. d. Physiol. Bd. 1. Vierordt, Physiol. d. Athmens 1845. Scharling, Liebig's Ann. Bd. 45. Panum, Pflüger's Arch. Bd. 1. Sanders-Ezn, Leipziger Ber. 1867. Scheremetjewsky, ebend. 1868. Weyrich, die unmerkliche Wasserausscheidung, 1865. Thiry, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 17. Lossen, Zeitschr. f. Biologie Bd. 1. Bachl, ebend. Bd. 5. Schenk, Pflüger's Archiv Bd. 3.

athmung oder der Respiration im engeren Sinne, häufig als Perspiration bezeichnet, gleicht qualitativ dem Gaswechsel durch die Lunge. Nur ist bei ihm die Ausscheidung in beträchtlichem Uebergewicht über die Aufnahme, und neben den eigentlichen Respirationsgasen (CO_2, H_2O) werden durch die Haut in geringer Menge unvollständigere Oxydationsproducte, namentlich flüchtige Fettsäuren, ausgeschieden. Das Uebergewicht der Ausscheidung über die Aufnahme kommt fast allein auf Rechnung des Wasserdampfes: seine Menge in 24 Stunden soll im Mittel 500 bis 800 Grm. betragen können, sie ist aber je nach der äusseren Luftfeuchtigkeit sehr variabel, indem sie um so grösser wird, je trockener die äussere Luft ist (Erismann). Im Vergleich zur Quantität des Wassers ist der Umtausch der eigentlichen Gase fast verschwindend. So schwankte nach Regnault und Reiset die von einem Hunde in 24 Stunden ausgeschiedene Menge CO_2 zwischen 1 und 2 Grm. Eine Aufnahme von O durch die Haut kann mit grosser Wahrscheinlichkeit aus der procentischen Zusammensetzung der Perspirationsluft erschlossen werden. Noch zweifelhaft ist aber, ob auch der atmosphärische Stickstoff an dem Gaswechsel betheiligt ist, und ob, ähnlich wie durch die Lungen, geringe Mengen von Ammoniak ausgeschieden werden.

Vermöge ihres Reichthums an Wasser sammelt sich die perspiratorische Ausscheidung, sobald sie in grösserer Menge geliefert wird, leicht in tropfbar flüssiger Form an: sie wird dann zur Schweissabsonderung. Der Schweiss ist eine farblose, etwas trübe Flüssigkeit, die salzig schmeckt, sauer reagirt und einen eigenthümlichen grossentheils von flüchtigen Fettsäuren herrührenden Geruch besitzt. Unter dem Mikroskop findet man in demselben in spärlicher Menge Schleimkörperchen (aus dem Innern der Schweissdrüsen stammend), Epidermiszellen, Fetttröpfchen und Molecularkörnchen. Die chemischen Bestandtheile des Schweisses sind: Wasser, geringe Mengen Fett, Spuren eines Albuminats, Harnstoff, Cholesterin, flüchtige Fettsäuren (Ameisen-, Essig-, Butter-, Capron- und Caprinsäure) und Salze. Nimmt die Schweissmenge zu, so steigt nach Funke etwas der Procentgehalt an Salzen und an Harnstoff, während die übrigen organischen Bestandtheile abnehmen. Bei beginnender Secretion enthält der Schweiss mehr flüchtige Fettsäuren als später, daher auch häufig die anfangs saure Reaction allmälig in eine neutrale oder selbst alkalische übergeht. Die Schweissabsonderung steht, wie alle Secretionen, unter dem Einfluss des Nervensystems. Dieser Einfluss scheint theils ein directer, theils ein indirecter, durch die Wirkung der Nerven auf die Gefässe vermittelter zu sein. Auf einen directen Einfluss weisen Reizungsversuche hin, welche darthun, dass die Erregung bestimmter Nerven die Schweisssecretion hervorbringen kann (Luchsinger). Der indirecte Einfluss tritt bei Durchschneidungen von Gefässnerven hervor, wobei sich neben der Bluterfüllung und Wärmeerhöhung eine Schweisssecretion einzustellen pflegt.

Die Abhängigkeit der Wasserabgabe durch die Haut von der äusseren Luftfeuchtigkeit ist so bedeutend, dass bei einem Verhältniss der letzteren wie 77 : 15 die vom Arm perspirirte Wassermenge sich nach Erismann verhielt wie 2,7 : 28,0.

Von der Veränderung des Sauerstoff-, Stickstoff- und Kohlensäuregehaltes der Luft durch die Perspiration gibt die folgende von Regnault und Reiset nach einer achtstündigen Versuchsdauer ausgeführte Vergleichung eine Anschauung.

	Sauerstoff	Stickstoff	Kohlensäure
Atmosphärische Luft	20,81	79,15	0,04
Perspirationsluft vom Hunde	20,76	78,97	0,27

In Bezug auf das Verhältniss der durch die Haut ausgeathmeten zu der durch die Lungen ausgeathmeten Kohlensäure ergeben sich folgende Zahlen:

Verhältniss der Haut- zur Lungenathmung, letztere = 1 gesetzt

Huhn	0,0047—0,018	Regnault und Reiset
Kaninchen	0,0102—0,0173	„
Hund	0,0035—0,0041	„
Mensch	0,0089—0,0102	Scharling.

Von grösserer Bedeutung ist die Hautathmung der Wasserthiere und Amphibien. So fand Bidder, dass ein Winterfrosch durchschnittlich 0,1, ein Sommerfrosch 0,3 Grm. CO_2 (bei 18° C.) in 24 Stunden liefert, wovon, wie er sich durch Aufhebung der Lungenathmung nach Lähmung der Respirationsmuskeln mittelst Curare überzeugte, bei den Winterfröschen $^3/_4$, bei den Sommerfröschen $^2/_3$ auf die Hautathmung kommen. Diese Thiere überleben daher die Exstirpation der Lungen länger als die Aufhebung der Hautperspiration durch Ueberziehen mit Firniss oder Eintauchen in Oel. Bei Säugethieren und Vögeln wird der Gesammtgaswechsel nach Regnault und Reiset durch die Unterdrückung der Hautathmung nicht geändert, indem wahrscheinlich die letztere durch eine erhöhte Lungenthätigkeit compensirt wird. Trotzdem ist auch diesen Thieren die Unterdrückung der Perspiration in kurzer Zeit tödtlich, indem Hyperämieen und Blutergüsse in den verschiedensten Organen sich einstellen (Valentin, Edenhuizen). Das Vorkommen von Krystallen phosphorsaurer Ammoniakmagnesia in den Organen überfirnisster Thiere brachte Edenhuizen auf die Vermuthung, es möchte der Tod durch die Zurückhaltung N-haltiger Perspirationsproducte verursacht sein *).

Bis in die neueste Zeit hat man nur einen indirecten Einfluss der Nerven auf die Schweisssecretion angenommen. Dupuy, Bernard u. A. beobachteten eine offenbar mit der Gefässerweiterung zusammenhängende Schweissabsonderung bei Pferden und anderen Thieren nach der Durchschneidung des Sympathicus oder auch des Vagus am Halse. Dagegen fand Luchsinger,

*) Gerlach, Müller's Archiv 1851. Regnault u. Reiset ann. chim. et phys. XXVI. Edenhuizen, Zeitschr. f. rat. Med. 3 R. Bd. 17. Lang, Archiv f. Heilkunde 1872. Reinhard, Zeitschr. f. Biologie Bd. 5. Erismann, ebend. Bd. 11. Bidder, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1868. Ueber den Tod durch die Unterdrückung der Perspiration vgl. a. §. 88 (Wärmebildung).

dass die Reizung des nerv. ischiadicus bei der Katze Schweissabsonderung an der Pfote bewirkt, wogegen nach Durchschneidung desselben Nerven bei sonstigen schweisserregenden Einwirkungen die Absonderung ausbleibt. Die centralen Endigungen der Schweissfasern liegen nach L. im Lendenmark und im untern Theil des Brustmarks und treten später zum Sympathicus *).

Um menschlichen Schweiss für die Untersuchung zu sammeln, legte man entweder einen Menschen im Dampfbad auf eine metallene Wanne, oder man brachte einen einzelnen Körpertheil in einen luftdicht schliessenden Kautschukbeutel und sammelte das so gewonnene Secret auf. Bei hoher Aussentemperatur, namentlich wenn noch warme Flüssigkeit als Getränk genossen wird, lassen sich auf diese Weise enorme Mengen von Schweiss gewinnen. So sammelte Favre 2560 Grm. in 1½ Stunden. Er fand, entgegen den Befunden von Anselmino, Schottin und Funke, keine merklichen Mengen flüchtiger Fettsäuren, wahrscheinlich weil diese vorzugsweise in den zuerst ergossenen Flüssigkeiten vorkommen, dagegen Milchsäure und eine flüchtige N-haltige Säure (Schweisssäure), die unzureichend untersucht ist. Die quantitative Analyse ergab in 1000 Theilen:

Wasser	995,573	Extractivstoffe	0,005
Feste Stoffe	4,427	Harnstoff	0,044
Fette	0,013	Chlornatrium	2,230
Milchsaure Salze	0,317	Chlorkalium	0,024
Schweisssaure Salze	1,562	Phosphors. Natron	Spur
		Schwefels. Alkalien	0,011
		Phosphors. Erden	Spur.

Der im normalen Schweiss nur in Spuren vorhandene Harnstoff tritt in grösserer Menge in demselben auf, wenn die Ausscheidung desselben durch die Nieren (z. B. nach Exstirpation oder in Folge von Erkrankungen der Nieren) gehindert ist. In solchen Fällen kann sich der Harnstoff in krystallinischen Schüppchen auf der Haut ablagern. Doch konnte Leube auch unter normalen Verhältnissen eine merkliche Verminderung der Harnstoffsecretion durch die Nieren constatiren, als er die Schweisssecretion bedeutend steigerte. In dem nach einem Schwitzbade aufgesammelten Schweisse fand er 0,15 Proc. Stickstoff. Unter denselben Bedingungen fand Leube bis zu 0,023 Proc. Serumalbumin in dem Secret; wahrscheinlich ist hier der reichlichere Austritt des Albumins aus dem Blute durch die Hyperämie der Haut verursacht **). Das Secret der Talgdrüsen, der Ohrenschmalz- und Meibom'schen Drüsen unterscheidet sich von demjenigen der ihnen structurverwandten Schweissdrüsen nur dadurch, dass in ihm eigentliche Fette in grösserer Menge auftreten. Durch diesen Gehalt an Fett, namentlich Oleïn, erfüllt der Hauttalg seine Function als Einölungsmittel der Oberhaut und der Haare.

---

*) Bernard, influence du grand sympathique sur la calorification 1853, Luchsinger, Pflügers Archiv Bd. 14.

**) Favre, comptes rend. t. 35. Schottin, Archiv f. phys. Heilk. Bd. 11. Funke, Moleschott's Unters. Bd. 3. Kaup u. Jürgensen, Arch. f. klin. Med. Bd. 6. Leube, ebend. Bd. 7. Deininger, ebend. Ueber Eiweiss im Schweisse s. Leube, Virchow's Archiv Bd. 48 u. 50.

M e t h o d e n z u r U n t e r s u c h u n g d e s C h e m i s m u s d e r A t h m u n g. Sie beschränken sich theils auf die Lungenathmung, theils suchen sie den Gesammtgaswechsel zu verfolgen; nur selten wurde die Hautathmung isolirt untersucht. In den älteren Respirationsversuchen athmete entweder der Beobachter frei die äussere Luft ein und liess nur die Exspirationsluft in einen mit Salzwasser gefüllten Ballon (V i e r o r d t) oder in ein Hg-Gasometer (B e c h e r) strömen; oder man brachte vor Mund und Nase eine Kautschukmaske, durch welche mittelst eines Aspirators (S c h a r l i n g) oder der Luftpumpe (A n d r a l und G a v a r r e t) ein Luftstrom geleitet wurde. Bei den Methoden von V i e r o r d t, A n d r a l nnd G a v a r r e t wurde eine Probe der aufgesammelten Exspirationsluft untersucht, wobei ersterer sich auf die Bestimmung der CO_2 beschränkte; S c h a r l i n g und B e c h e r leiteten das ganze exspirirte Luftquantum durch ein System von Röhren, iu denen der Wasserdampf durch SO_4H_2, die

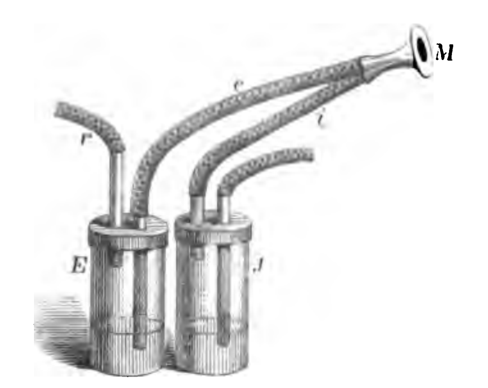


Fig. 70. Flüssigkeitsventile nach L u d w i g und M ü l l e r.

CO_2 durch K_2O-Lauge absorbirt wurde. Zur vollkommeneren Trennung der In- und Exspirationsluft haben sich L u d w i g und W. M ü l l e r zuerst der seither vielfach angewandten, nach dem Princip der Spritzflasche construirten F l ü s s i g k e i t s v e n t i l e bedient (Fig. 70). Während die Nase geschlossen ist, athmet der Mund durch ein geeignetes Mundstück M, welches in eine gespaltene Röhre übergeht. Der Zweig i derselben führt in das Inspirationsventil J, in welches bei jeder Inspiration die Luft aus der Atmosphäre oder aus einem Gasraum (z. B. aus einem Spirometer) einstreicht; der Zweig e geht in das Exspirationsventil E über, durch welches bei jeder Ausathmung die Luft in die Röhre r dringt, aus der sie zunächst zur Absorption des H_2O-Dampfes durch $CaCl_2$- oder SO_3-Röhren, zur Absorption der CO_2 durch K_2O-Apparate, endlich zur Messung des Athemvolums in eine Gasuhr oder in ein Spirometer geleitet wird. Bei Thieren kann man die Athmungsröhre nach Anlegung einer Luftröhrenfistel direct in die Luftröhre einsetzen. E. S m i t h bediente sich eines tragbaren, mit einer Gesichtsmaske versehenen Apparates, bei welchem die inspirirte Luftmenge mittelst einer Gasuhr, die exspirirte CO_2 mittelst Absorption durch Kali oder Barytwasser bestimmt wurde. Zur Untersuchung der H a u t a t h m u n g brachte man bald den ganzen Körper mit Ausnahme des Kopfes, bald einen einzelnen Körpertheil in einen hermetisch verschlossenen Raum, durch

welchen entweder ein Luftstrom geleitet wurde, der Gefässe zur Absorption des H_2O und der CO_2 durchstrich (Scharling, Regnault und Reiset, Reinhard), oder in welchem man die Perspirationsgase sich ansammeln liess, um nach längerer Zeit die eingetretene Veränderung der Luftzusammensetzung zu ermitteln (Lavoisier u. Séguin, Gerlach); die letztere Methode hat jedoch den Uebelstand, dass die Ansammlung der Perspirationsgase wahrscheinlich die weitere Perspiration stört. Die bisher genannten Methoden haben sich im Allgemeinen damit begnügt, einzelne Factoren des Gasaustausches zu verfolgen. Zur directen Bestimmung der gesammten in- und exspirirten Luftmenge sowie aller einzelnen bei der Lungenrespiration oder dem Gesammtgaswechsel ausgetauschten Gase sind neuerdings grössere Respirationsapparate construirt werden, deren Benützung namentlich überall da, wo es sich um eine genaue Verfolgung des gesammten Stoffwechsels handelt, unerlässlich ist. Im Allgemeinen sind diese Apparate nach einem doppelten Princip construirt: die erste Form besteht darin, dass man den Versuchsorganismus in einen fortwährend durch eine Dampfmaschine ventilirten Behälter bringt; die durch denselben bewegte Luftmenge wird genau gemessen und vor dem Einströmen sowie nach dem Ausströmen analysirt (Pettenkofer). Bei der zweiten Form steht der Athmungsraum direct einerseits mit einem Sauerstoffbehälter, anderseits mit einem Absorptionsapparat für die Exspirationsgase in Verbindung, und es ist dadurch, dass der Druck in dem Athemraum fortwährend constant erhalten wird, dafür gesorgt, dass in ihn neuer Sauerstoff im selben Maasse einströmt als derselbe durch die Athmung verbraucht wird (Regnault und Reiset, Ludwig).

Bei Pettenkofer's Respirationsapparat (Fig. 71) befindet sich die Versuchsperson in einem kleinen Zimmer aus Eisenblech (A), aus welchem die Luft durch zwei grosse Saugpumpen G langsam ausgepumpt wird: während sie durch die Röhre R ausströmt, wird sie durch neue ersetzt, welche theils durch undichte Stellen an der Thüre des Zimmers, theils durch Ventile, die der Abzugsröhre gegenüberliegen, einströmt. Die Hauptmenge der aus A gepumpten Luft wird zunächst in ein grosses mit wassergetränktem Bimsstein gefülltes Gefäss B geleitet, um mit Wasserdämpfen gesättigt zu werden, dann in die grosse Gasuhr C, in der ihr Volum gemessen wird, aus dieser endlich in die Saugpumpen G, aus denen sie durch die Röhren e in die Atmosphäre ausströmt. Zur Analyse der inspirirten Luft wird aus der Umgebung des Zimmers A durch die Röhre f Luft aufgesogen und mittelst der Quecksilbersaug- und Druckpumpe F zunächst in den mit Schwefelsäure gefüllten Kugelapparat w geführt, dann strömt sie durch ein inspiratorisches Hg-Ventil v (wie es in Fig. 70 dargestellt ist) nach F und daraus durch ein ebensolches Exspirationsventil v' in U-förmige Röhren u, in welchen sie sich durch feuchten Bimsstein mit Wasserdampf sättigt. Aus ihnen bewegt sie sich unter dem Druck der Pumpe F in geneigte Röhren k, welche zur Absorption der CO_2 mit Barytwasser gefüllt sind, und aus den letztern endlich in die kleine Gasuhr D, in welcher ihr Volum gemessen wird, und aus welcher sie durch die Röhre d wieder in die Atmosphäre ausströmt. Der Vorrichtungen w, u und k müssen mehrere hintereinander angewandt werden, damit die Absorption des Wasserdampfs, die nachherige Wiedersättigung damit und die Absorption der CO_2 vollständige seien; in Fig. 71 ist jede dieser Vorrichtungen der Einfachheit wegen nur einmal dargestellt. Zur Analyse

der aus dem Zimmer A ausströmenden, mit Exspirationsgasen gemischten Luft wird ein Bruchtheil derselben durch die Röhre c aus dem Hauptrohr R abgezweigt, zunächst in den SO_3-Apparat w' und von da aus in eine Reihe von Vorrichtungen geleitet, die genau denjenigen entsprechen, welche zur Analyse der Inspirationsgase dienen; auch sie sind in der Figur weggelassen: schliesslich gelangt der so abgezweigte Theil der Exspirationsluft in die links von D befindliche kleine Gasuhr, wo er gemessen wird, um dann in die Atmosphäre auszuströmen; eine ähnliche Hg-Pumpe wie F, welche mit dieser durch den nämlichen Hebel bewegt wird, besorgt auch hier die Bewegung des Luftstroms. Die Genauigkeit des Apparats hat Pettenkofer dadurch controlirt, dass er in dem Zimmer A Stearinkerzen verbrannte und die erhaltene CO_2- und H_2O-Menge mit derjenigen verglich, welche die directe Analyse der gleichen Stearinmasse ergab. Apparate, welche im wesentlichen dem Pettenkofer'schen gleichen oder nach demselben Princip construirt sind, wurden von Henneberg, Liebermeister und Voit angewandt.

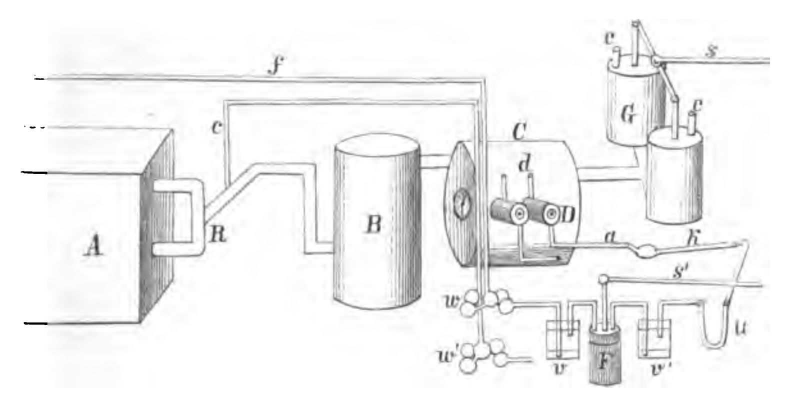


Fig. 71. Pettenkofer's Respirationsapparat, zum Theil schematisch.

Der Respirationsapparat von Regnault und Reiset (Fig. 72) besteht aus einem Behälter A, in welchen das zum Versuch benützte Thier eingeschlossen wird, aus einer mit Sauerstoff gefüllten Flasche B und aus den beiden Recipienten D und E, welche Kalilösung enthalten, zur Aufnahme der entwickelten Kohlensäure. Der in dem Gefäss B vorhandene Sauerstoff ist vermittelst der in ein Wasserbecken mündenden Röhre a dem Druck einer Atmosphäre ausgesetzt, und dadurch wird in dem Maasse, als in A durch das Verschwinden des O der Druck dieses Gases geringer wird, das Gas von B nach A ausgetrieben. Die Recipienten sind communicirende Gefässe, welche durch ein Uhrwerk abwechselnd auf- und abwärts bewegt werden. Geht D in die Höhe, so fällt darin das Niveau, und es entsteht in Folge dessen ein Luftstrom aus dem obern Theil von A durch d nach D. Geht E in die Höhe, so entsteht hingegen ein Luftstrom aus dem untern Theil von A durch e nach E. Auf diese Weise wird also die Luft unter der Glocke A beständig erneuert. Bei m befindet sich an der Glocke ein Thermometer und ein Manometer. Man regulirt den Druck in dem Athmungsraum durch den Hahn h oder durch Einschütten von Wasser in das über a befindliche Wasser-

becken so, dass das Quecksilber in beiden Schenkeln des Manometers gleich hoch steht. Am Schluss des Versuchs wird die aus B verschwundene Θ-Menge gemessen und die exhalirte $\Theta\Theta_2$ durch Wägen von D und E bestimmt. Dasselbe Princip ist bei dem von Ludwig construirten Respirationsapparat befolgt; dieser ist aber für die specielle Untersuchung der Lungenathmung eingerichtet, indem das Thier, welches als Versuchsobject dient, eine Schnautzenkappe aus Kautschuk erhält, deren Raum einerseits mit dem Sauerstoffraum, anderseits mit den Absorptionsgefässen für $\Theta\Theta_2$ in Verbindung steht*).

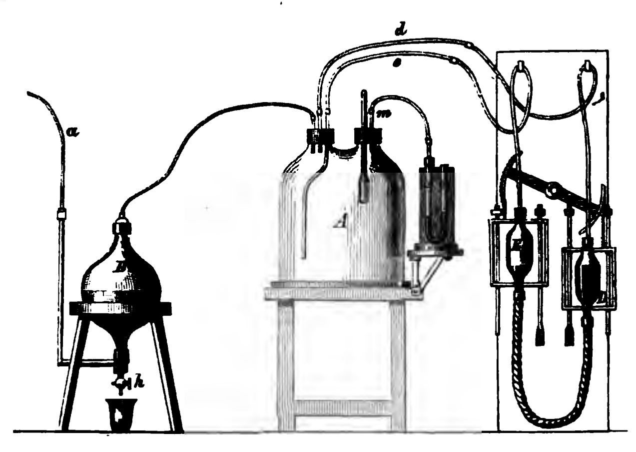


Fig. 72. Respirationsapparat von Regnault und Reiset.

3) Allgemeine Verhältnisse des äusseren Gaswechsels. Als die hauptsächlichsten Momente, welche auf den respiratorischen Gaswechsel von Einfluss sind, lassen sich die folgenden anführen:

a) Die Athembewegungen. α) Athemfrequenz. Da während der Dauer einer gewöhnlichen Athembewegung in den Luftwegen durch Diffusion keine gleichmässige Gasmischung eintreten kann, so ist die im Beginne einer Exspiration ausgestossene Luft ärmer an Kohlensäure als diejenige, welche gegen Ende der Exspiration austritt. Dieser Unterschied verschwindet um so mehr, eine je längere Zeit zwischen In- und Exspiration verfliesst, d. h. je länger die Luft in den Luftwegen verweilt, und schon nach 40 Secunden ist nach Vierordt ein solcher Unterschied gar nicht mehr nachweisbar. Da nun bei einer geringeren Frequenz der Athemzüge jede einzelne Athmung eine längere Dauer hat, so nimmt der Procentgehalt der Ausathmungsluft an Kohlensäure mit steigender Athemfrequenz ab. Indem aber anderseits die grössere Frequenz den Luftwechsel

*) Regnault und Reiset, a. a. O. Pettenkofer, Liebig's Ann. 1862, 2. Supplementband. Ludwig (Sanders-Ezn), Leipziger Berichte 1867. Henneberg, Journal f. Landwirthsch. Bd. 4. Liebermeister, Archiv f. klin. Med. Bd. 7. Voit, Zeitschr. f. Biolog. Bd. 11.

und dadurch die Ausscheidung der Kohlensäure aus dem Blute beschleunigt, so wird bei steigender Athemfrequenz und constant bleibender Tiefe der Athemzüge die in einer gegebenen Zeit ausgeschiedene absolute CO_2-Menge vergrössert. Hiermit stimmt überein, dass nach Becher bei längerem Zurückhalten der Luft in den Luftwegen die Dichtigkeit der Kohlensäure immer langsamer wächst. Einem verstärkten Bedürfniss nach O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung passt desshalb die Athemmechanik stets dadurch sich an, dass die Frequenz der Athemzüge zunimmt. Wenn man dagegen, ohne dass solche innere Ursachen des Stoffwechsels vorhanden sind, willkürlich die Athemmechanik ändert, so wird dadurch die Menge des in einer gegebenen Zeit aufgenommenen O und der ausgeschiedenen CO_2 nicht in einer merklichen Grösse verändert. Der Stoffwechsel beeinflusst somit zwar die Athemmechanik, nicht aber lässt sich umgekehrt durch diese der Stoffwechsel beeinflussen (Pflüger).

Vierordt theilte eine gewöhnliche Exspiration in zwei möglichst gleiche Hälften. Er fand im Mittel in der ersten Hälfte 3,72, in der zweiten 5,44 Proc. CO_2. Der CO_2-Gehalt der ganzen Exspiration betrug 4,48 Proc. In einer andern Versuchsreihe variirte V. die Frequenz seiner Athemzüge, indem er zugleich die Beschaffenheit jedes einzelnen möglichst ungeändert liess. Er fand nun bei einer Athemfrequenz von

	6	12	24	48	96	in der Min.,
CO_2	171	216	396	696	1296	Cub.-Cm. in der Min.,
entsprechend	28,5	20,5	16,5	14,5	13,5	„ „ CO_2 bei jeder Athmung.

Lossen glaubte aus Versuchen, in denen er willkürlich die Zahl der Athemzüge variirte, die Tiefe derselben aber der unwillkürlichen Regulirung überliess, schliessen zu dürfen, dass in Bezug auf die CO_2-Ausscheidung die grössere Frequenz durch die geringere Tiefe in der Regel mehr als compensirt werde, die CO_2 also bei willkürlich frequenterer Athmung abnehme; Panum und Berg kamen zum entgegengesetzten Resultat. Pflüger hat jedoch darauf hingewiesen, dass die Methode dieser Beobachter, Versuche verschiedener Tage mit einander zu vergleichen, die zufälligen Veränderungen des Stoffwechsels ausser Acht lässt, welche viel grössere Schwankungen hervorbringen können als die Veränderungen der Athemmechanik. In der That fanden unter seiner Leitung Finkler und Oertmann in Versuchen an Thieren mit künstlich unterhaltener Athmung, dass selbst eine durch die letztere hervorgerufene Apnoë weder eine Veränderung des O-Verbrauchs, noch der CO_2-Bildung zur Folge hat. Nur im Beginn der verstärkten Lungenventilation findet ein scheinbar verminderter O-Verbrauch und eine vermehrte CO_2-Abgabe, nach dem Aussetzen der künstlichen Athmung dagegen vorübergehend ein vermehrter O-Verbrauch und eine verminderte CO_2-Abgabe statt. Die Schwankungen des O-Verbrauchs lassen sich jedoch hier aus der veränderten Zwerchfellstellung, die der CO_2-Abgabe aus der plötzlichen Erleichterung bez. Erschwerung ihres Abflusses aus dem Blute erklären. Würde dagegen die Oxydation in den Geweben verändert, so müssten offenbar dauerndere Veränderungen des Gaswechsels auftreten *).

*) Vierordt, Physiologie des Athmens, 1845. Becher, Mittheil. des naturf. Ver. in Zürich 1855. Lossen, Zeitschr. f. Biologie, Bd. 2 u. 6. Berg,

β) Tiefe der Athemzüge. Da in ein grösseres Luftvolum mehr Kohlensäure diffundiren kann als in ein kleines, dabei aber das grössere Luftvolum langsamer gesättigt wird, so nimmt, wenn die übrigen Bedingungen gleich sind, mit der Tiefe der Athemzüge die absolute Quantität der ausgeathmeten Kohlensäure zu und der relative Gehalt der Ausathmungsluft an Kohlensäure ab.

Indem Vierordt die Athmungsfrequenz gleich erhielt (12 in der Minute), das in 1 Min. ein- und ausgeathmete Luftvolum A aber veränderte, erhielt derselbe für die in der gleichen Zeit exspirirte CO_2 die unter B (in Cub.-Cm.), für den Procentgehalt an CO_2 die unter C verzeichneten Werthe.

A	B	C	A	B	C
3000	162	5,4	12000	480	4,0
6000	270	4,5	24000	816	3,4.

γ) Behindertes Athmen. Das dyspnoische Athmen bei Athmungshindernissen besteht in tiefen und langgedehnten Inspirationen, denen kurze Exspirationen nachfolgen. Dabei kann je nach Umständen die Athemfrequenz vermehrt oder auch, wenn der bei der Inspiration zu überwindende Widerstand sehr beträchtlich ist, vermindert sein. Die Wirkung wird sich daher voraussichtlich aus den Folgen der veränderten Frequenz und Tiefe der Athemzüge zusammensetzen. Valentin fand, als er künstlich den Rhythmus des behinderten Athmens nachahmte, in der Exspirationsluft die Kohlensäure im Verhältniss zum aufgenommenen Sauerstoff verringert.

Das durchschnittliche Normverhältniss der CO_2 zum O-Volum war in Valentin's Versuchen = 1 : 1,18, bei drückendem Athmen brachte er dasselbe auf 1 : 1,31. Dieser Begünstigung des Sauerstoffzutritts zum Blute durch den dyspnoischen Athmungsrhythmus dürfte insofern eine ausgleichende Bedeutung zukommen, als, wie wir sehen werden, in der Regel die Dyspnoë in der Sauerstoffverarmung des Blutes ihren Grund hat (§. 77). Da übrigens das dyspnoische Athmen im Allgemeinen von Ursachen abhängig ist (Verengerungen der Luftwege, Veränderungen der Einathmungsluft, des Blutes u. dergl.), welche selbst auf den Gaswechsel influiren, so können die bei willkürlicher Nachahmung des dyspnoischen Athmungsrhythmus gewonnenen Resultate nicht unmittelbar auf den Gaswechsel bei wirklicher Dyspnoë übertragen werden.

b) Der Luftdruck. Schwankungen des Luftdrucks scheinen, wenn sie nicht sehr bedeutend sind, kaum einen merklichen Einfluss auf den Gaswechsel auszuüben. Zuweilen hat man zwar bei Steigerung des Luftdrucks eine geringe Zunahme der CO_2-Ausscheidung (Vierordt, Vivenot, Panum), anderseits aber auch im Gegentheil eine Abnahme sowohl des aufgenommenen O wie der ausgeschiedenen CO_2 beobachtet (G. v. Liebig). Sehr bedeutende Steigerung des Luftdrucks führt Athemnoth und bei einer gewissen Grenze den Tod herbei. In gewöhnlicher atmosphärischer Luft

---

Archiv f. klin. Med. Bd. 6. Panum, Pflüger's Archiv Bd. 1. Pflüger, Finkler und Oertmann, ebend. Bd. 14.

sterben Säugethiere nach Bert etwa bei einem Druck von 18 Atmosphären, in reinem Sauerstoff schon bei 3,5 Atmosphären; auch wirken tödtliche Gase, wie z. B. die CO_2, bei einem höheren Druck schon in geringerem Procentgehalt giftig. Abnahme des Luftdrucks kann, wie aus den Beobachtungen bei Luftschifffahrten hervorgeht, vom Menschen bis zu etwa 264 Mm. Hg. ertragen werden. Bei längerem Aufenthalt in einer diesem Druck entsprechenden Höhe (von etwa 8600 M.) tritt der Tod ein. Die ersten Symptome der Luftverdünnung machen sich bei Thieren und Menschen schon bei 400—450 Mm. Druck fühlbar, können aber hier noch durch grösseren Sauerstoffgehalt der Luft beseitigt werden. Sowohl die Steigerung wie die Abnahme des Luftdrucks wirkt um so schädlicher, je rascher sie erfolgt. Ist die Druckverminderung sehr gross und erfolgt sie sehr schnell, so tritt dadurch, dass aus dem Blute Stickgas sich entwickelt, fast momentan der Tod ein (Hoppe, Bert).

Im letzteren Fall sterben die Thiere demnach nicht, wie man häufig geglaubt hat, durch die Sauerstoffarmuth des luftverdünnten Raumes: hiergegen spricht überdies die Raschheit, mit welcher der Tod unter dem Recipienten der Luftpumpe eintritt, wenn der Druck rasch auf 40—50 Mm. (bei Vögeln auf 120 bis 125 Mm.) gebracht wird. Auch leben die Thiere zunächst wieder auf, wenn man durch H- oder N-Gas die Druckerniedrigung aufhebt und gehen dann erst später an O-Mangel zu Grunde. Lufteintritt in die Venen führt auf dieselbe Weise den Tod herbei, wahrscheinlich indem die Lungencapillaren durch Gasbläschen verstopft werden und so die Lungenathmung aufhört. Amphibien, welche den Wegfall der letzteren lange ertragen, können daher auch längere Zeit den Aufenthalt unter der Luftpumpe überleben *).

c) Die Lufttemperatur. Der Aufenthalt eines Thieres in einer Temperatur, welche seine Eigenwärme erhöht, vermehrt, während die Athmungsfrequenz steigt, die CO_2-Ausscheidung und die O-Aufnahme. Umgekehrt wird durch eine Temperatur, welche die Eigenwärme erniedrigt, die exspirirte CO_2 vermindert; aber die O-Aufnahme verändert sich in diesem Fall nicht im gleichen Sinne, sondern sie wird nur anfänglich herabgesetzt, um später, bei länger dauernder Erniedrigung der Eigenwärme, wieder beträchtlich anzusteigen. Entgegengesetzt diesen Einflüssen der dauernden Temperaturveränderung wirken im Allgemeinen plötzliche Temperaturschwankungen, indem während einer raschen Temperaturabnahme die ausgetauschten O- und CO_2-Mengen steigen, während einer raschen Temperaturzunahme dagegen die ausgeschiedene CO_2 und wahrscheinlich auch der verbrauchte O anwächst (Ludwig und Sanders-Ezn). Geringere Schwankungen der Temperatur, welche die Eigenwärme nicht beeinflussen, scheinen keinen merklichen Einfluss auf den respiratorischen Gaswechsel zu äussern.

---

*) Hoppe, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1857. G. v. Liebig, Pflüger's Archiv Bd. 9. Bert, compt. rend. t. 74, 75, 78.

Während Spallanzani, Moleschott u. A. die $C\Theta_2$-Ausscheidung von Fröschen bei steigender Temperatur zunehmen sahen, beobachteten Vierordt und Letellier beim Menschen eine gesteigerte $C\Theta_2$-Bildung bei niedrigerer Temperatur. Dieser Widerspruch hat nach den Resultaten von Ludwig und Sanders-Ezn offenbar darin seinen Grund, dass die ersteren Beobachter wechselwarme Thiere benützten, deren Eigenwärme von den angewandten Temperaturschwankungen beeinflusst wurde, während dies in den Versuchen der letztgenannten Beobachter nicht der Fall war, daher hier andere Einflüsse (namentlich die gesteigerte Nahrungszufuhr) sich geltend machen konnten. Aus den obigen Resultaten geht hervor, dass bei den Veränderungen der Temperatur die Θ-Absorption und die $C\Theta_2$-Ausscheidung sogar in entgegengesetztem Sinne sich ändern können. Dass beide im Allgemeinen sehr ungleichmässig wachsen, ersieht man daraus, dass selbst in den Fällen, wo die vermehrte $C\Theta_2$-Ausscheidung mit vermehrter Θ-Absorption verbunden ist, das Verhältniss der gewechselten Gasvolumina oder der Quotient $\frac{C\Theta_2}{\Theta}$ sehr verschiedene Werthe besitzen kann. Derselbe schwankte bei der Lungenathmung des Kaninchens in den Versuchen von Ludwig und Sanders-Ezn von 0,43 – 0,95*).

d) Die chemische Zusammensetzung der Einathmungsluft. Der Einfluss der Luftzusammensetzung auf den Gaswechsel ergibt sich im wesentlichen aus den in §. 65 über den Zustand der Gase im Blut angeführten Thatsachen. Da die Sauerstoffaufnahme zum grössten Theil auf einer chemischen Anziehung des Θ beruht, wobei sich dieser alsbald mit oxydirbaren Bestandtheilen verbindet, so bewirken auch Veränderungen des Θ-Gehalts der Atmosphäre, so lange nur überhaupt Θ vorhanden ist, keine beträchtlichen Veränderungen des Gasaustauschs; es wird dadurch nur die Frequenz und Tiefe der Athemzüge beeinflusst, indem der Nachtheil eines geringeren Θ-Gehaltes durch häufigere und tiefere Athemzüge sich ausgleicht. Lässt man Thiere in einem kleinen abgeschlossenen Θ-Raum athmen, so verschwindet schliesslich aller Sauerstoff. Dagegen wird die $C\Theta_2$-Ausscheidung um so mehr gehemmt, je mehr $C\Theta_2$ die Einathmungsluft enthält, bis endlich der Gasaustausch gänzlich stille steht oder, wenn die Spannung der $C\Theta_2$ im äussern Raum grösser ist als im Lungenblut, sogar sich umkehrt, indem Kohlensäure absorbirt wird (W. Müller). Reines Sauerstoffgas verändert weder den Chemismus noch die Mechanik der Athmung (Regnault und Reiset). Reine Kohlensäure oder irgend ein anderes den Θ entbehrendes Gasgemenge bewirkt rasch den Erstickungstod. Dabei kann entweder nur der Θ-Mangel tödtlich werden (negativ schädliche Gase: N, H), oder es kann gleichzeitig das geathmete Gas auf das Blut oder Nervensystem eine verderbliche Wirkung äussern (positiv schädliche Gase: $C\Theta_2$, $C\Theta$, $N\Theta$, $N_2\Theta$, H_2S, CyH, Cl u. s. w.); im letzteren Fall tritt diese Wirkung natürlich auch dann ein, wenn die Gase gemischt mit Θ geathmet werden.

*) Vierodt, a. a. O. Letellier, ann. chim. et phys. XIII. (1845) Sanders-Ezn, Leipziger Ber. 1867.

Die Unabhängigkeit der Θ-Aufnahme von dem Partiardruck desselben im Athmungsraum hat W. Müller durch Versuche erwiesen, in denen er Thiere bis zur Erstickung aus abgesperrten Θ-Räumen mittelst der Ventilflaschen Fig. 70 (S. 393) ein- und in dieselben ausathmen liess. Aus einem 150 Ccm. nicht übersteigenden Raum verschwand schliesslich aller Θ und wurde durch $C\Theta_2$ ersetzt, deren Rückabsorption dann erfolgte, indem gleichzeitig die Erscheinungen der $C\Theta_2$-Vergiftung (s. §. 80) eintraten. War der Athmungsraum grösser, so trat die Vergiftung schon ein, bevor aller Θ absorbirt war. Die Grösse der Θ-Absorption fand M. bei Thieren, die in abgesperrten Räumen atmosphärischer Luft, und solchen, die in abgesperrten Θ-Räumen athmeten, nahehin gleich; dasselbe constatirten Regnault und Reiset in Bezug auf den ganzen Gaswechsel. Die Angaben früherer Autoren (Davy, Marchand u. A.), wonach der reine Θ die Athmung, ebenso wie die Herzthätigkeit, steigen sollte, konnten diese Beobachter nicht bestätigen. Anderseits wurde auch die Behauptung von Davy, dass das Stickoxydulgas den Θ bis zu einem gewissen Grad bei der Athmung ersetzen könne, von L. Hermann nicht bestätigt gefunden; das $N_2\Theta$ bewirkt nach seinen Versuchen eine Narkose ähnlich der $C\Theta_2$ und kann nur gemischt mit Θ einige Zeit ertragen werden. In einem Gemenge von H und Θ sahen Regnault und Reiset die Athmung ebenso wie in atmosphärischer Luft von statten gehen, der H gehört demnach gleich dem N zu den bloss negativ schädlichen Gasen. $C\Theta$ und $N\Theta$ verdanken ihre verderbliche Wirkung dem Umstand, dass sie den Θ aus dem Oxyhämoglobin austreiben (S. 275); andere positiv schädliche Gase (wie H_2S, Cl, HCl u. s. w.) zersetzen das Hämoglobin. Doch sind die Erscheinungen der Gasvergiftung immer vorzugsweise durch die Einwirkung der Gase oder des durch sie vergifteten Blutes auf die Nerven und Nervencentren der Athmung bedingt, wir werden sie daher erst in §. 80 näher besprechen*).

e) Die Ernährung. Im Allgemeinen wächst die Menge der ausgeathmeten Kohlensäure mit der Menge des in der Nahrung aufgenommenen Kohlenstoffs. Unter den C-reichen Nahrungsmitteln aber veranlassen die mehr Sauerstoff enthaltenden Kohlehydrate eine beträchtlichere $C\Theta_2$-Ausscheidung als die sauerstoffärmeren Fette und Albuminate (Regnault und Reiset). Dies hat wahrscheinlich darin seinen Grund, dass der in den Kohlehydraten enthaltene Θ für die Oxydation ihres Wasserstoffs zu Wasser genügt, so dass die gesammte eingeathmete Θ-Menge für die Verbrennung des C zu $C\Theta_2$ verwendet werden kann, während bei den weniger Θ enthaltenden Albuminaten und Fetten zunächst Oxydationsproducte entstehen, die Θ-ärmer sind als die $C\Theta_2$ und in andere Excrete übergehen.

Die Aufnahme von Nahrung bewirkt im Allgemeinen eine Steigerung der $C\Theta_2$-Ausscheidung, die sehr kurz nach der Nahrungsaufnahme beginnt, nach 2 bis 3 Stunden ihr Maximum erreicht und dann wieder abnimmt. Eine beträchtliche Abnahme des Gaswechsels stellt in Folge der Nahrungs-

*) Regnault und Reiset, ann. chim. et phys. 3. sér. t. 28. W. Müller, Wiener Sitzungsber. Bd. 43. L. Hermann, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1864.

entziehung sich ein, und führt diese zum Hungertod, so sinkt besonders gegen das Ende des Lebens die C_2-Ausscheidung mit grosser Geschwindigkeit.

Damit dass die Kohlehydrate Sauerstoff und Wasserstoff in dem Verhältniss des Wassers enthalten und also sämmtlicher aufgenommene O zur Verbrennung ihres Kohlenstoffs verwendet werden kann, hängt es zusammen, dass nach den Versuchen von Regnault und Reiset bei der ausschliesslichen Fütterung mit Kohlehydraten annähernd der sämmtliche eingeathmete O in der ausgeathmeten CO_2 wieder erscheint, der Quotient $\frac{CO_2}{O}$ also $= 1$ ist oder der Einheit sehr nahe kommt, während bei den übrigen Nahrungsstoffen in der Regel ein Mehr von O verschwindet, also $\frac{CO_2}{O} < 1$ ist. Nach den Beobachtungen von Speck hat sich schon 30 Min. nach der Aufnahme einer Mahlzeit der ganze respiratorische Gaswechsel um 25 Proc. vergrössert. Das gewöhnliche Verhältniss von $\frac{CO_2}{O}$ ist nach ihm nach der Aufnahme gemischter Nahrung $= \frac{869}{1000}$. Das ganze Luftvolum, welches aus- und eingeathmet wird, ist bei eiweissreicher Kost kleiner als bei der Ernährung mit Kohlehydraten im Verhältniss von 100 : 116. Relativ noch geringer ist aber bei der ersteren die CO_2-Ausscheidung: sie beträgt 0,518 Gramm in der Minute, dagegen 0,642 Grm. bei zuckerreicher Nahrung. Während Prout und Vierordt nach dem Genuss geistiger Getränke, des Thees und der ätherischen Oele eine Verminderung der CO_2 sahen, fand E. Smith meistens eine Steigerung derselben. Nach den Beobachtungen von v. Boeck und Bauer scheint dieser Widerspruch sich dadurch zu erklären, dass manche Stoffe in einem gewissen Stadium ihrer Wirkung den Respirationsprocess steigern, in einem andern ihn hemmen. So fanden sie, dass Alkohol in kleinen Dosen die CO_2-Ausscheidung und O-Aufnahme vermindert, in grösseren Dosen aber, wahrscheinlich in Folge der erhöhten Muskelthätigkeit, namentlich auch der Athmungsmuskeln, beide vermehrt. Umgekehrt verhält es sich mit Morphium und Digitalis, welche beide, so lange sie erregend wirken, die Respiration steigern, während dieselbe sinkt, sobald beim Morphium der Schlaf, bei der Digitalis die Verminderung der Herzthätigkeit eintritt. Chinin vermindert den Gaswechsel, wahrscheinlich in Folge der durch dasselbe gehemmten Eiweisszersetzung. J. Ranke fand an sich selbst die stündlich durch Respiration und Perspiration in der CO_2 ausgeschiedene O-Menge bei N-freier Kost $= 8{,}3$, bei gemischter Nahrung $= 9{,}0$, im Hunger $= 7{,}5$ und bei möglichst grosser Nahrungszufuhr $= 10{,}5$ Gramm.

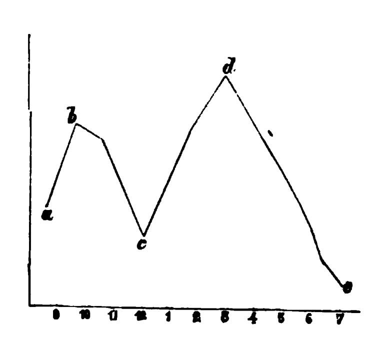


Fig. 73. Tagesschwankungen der CO_2-Ausscheidung.

Da der Mensch seine Nahrung zu bestimmten Zeiten zu sich zu nehmen pflegt, so beobachtet man regelmässige tägliche Schwankungen des

Gaswechsels. Die von Vierordt in den einzelnen Tageszeiten gefundenen Minutenmittel ausgeschiedener $C\Theta_2$ lassen sich durch vorstehende Curve darstellen (Fig. 73). In derselben bezeichnet die Abscissenlinie die Tageszeiten, auf ihr sind die Volumina der ausgeschiedenen $C\Theta_2$ als senkrechte Ordinaten errichtet. Die Curve beginnt bei a mit einem Werth von 261 Cub.-Cm., steigt bei b auf 281, sinkt dann bei c auf 241, erreicht bei d ihr Maximum von 291 und sinkt endlich bei e auf 226 Cub.-Cm. Es fand eine zweimalige Nahrungsaufnahme statt, vor 9 Uhr ein Frühstück, um $1^1/_2$ Uhr das Mittagessen. Die Curve, welche die Volumina der exspirirten Luft angibt, entspricht in ihrem Verlauf ziemlich vollständig dieser Kohlensäurecurve *).

f) Muskelarbeit. Durch Muskelbewegungen wird die Ausscheidung der Kohlensäure so beträchtlich vermehrt, dass sie nach Smith bis auf das dreifache ihrer sonstigen Grösse sich erheben kann. Länger andauernde Muskelanstrengungen hinterlassen nach Vierordt noch stundenlang eine gesteigerte Respirationsthätigkeit. Entsprechend dieser Vermehrung des Gaswechsels vergrössert sich auch die Zahl und die Tiefe der Athemzüge. Ferner verändert sich in Folge der Muskelarbeit das Verhältniss der ausgeschiedenen $C\Theta_2$ zum aufgenommenen Θ. Während nämlich bei vollständiger Muskelruhe weniger $C\Theta_2$ ausgeathmet wird als dem inspirirten Θ entspricht, also offenbar unvollständige Oxydationsproducte im Körper des Thieres aufgespeichert werden, steigt die $C\Theta_2$ bei stattfindender Muskelarbeit, so dass sie das Volum des aufgenommenen Θ mehr oder weniger übertrifft, der Quotient $\frac{C\Theta_2}{\Theta}$ also grösser als 1 wird.

Dass die Kohlensäureausscheidung mit der Muskelthätigkeit zunimmt, wurde von Scharling, Vierordt, namentlich aber von Smith nachgewiesen. Nach den Versuchen des Letzteren betrug, wenn das inspirirte Luftquantum beim Liegen = 1 gesetzt wurde, dasselbe in aufrechter Stellung 1,33; beim Gehen wurde es in folgender Weise vermehrt:

1 engl. Meile stündl. 1,90, 2 M. 2,76, 4 M. 4,00, 7 M. 7,00.

Die exspirirte $C\Theta_2$ stieg bei 2—3 Meilen auf das $1^1/_5$- bis $2^1/_5$fache der in der Ruhe ausgeathmeten Menge. Das Verhältniss der $C\Theta_2$-Ausscheidung zur Θ-Aufnahme stellte Sczelkow durch Versuche an Hunden fest, bei denen er abwechselnd die innerhalb 1 Min. in- und exspirirten Gasmengen während der Ruhe und während eines durch Inductionsschläge herbeigeführten Tetanus der hintern Extremitäten maass. So wurden z. B. folgende Werthe in Cub.-Cm. gefunden:

		$C\Theta_2$	Θ	$\frac{C\Theta_2}{\Theta}$			$C\Theta_2$	Θ	$\frac{C\Theta_2}{\Theta}$
1.	Ruhe	4,97	12,29	0,404	1.	Ruhe	10,58	14,13	0,749
2.	Tetanus	13,69	12,11	1,130	2.	Tetanus	19,25	18,80	1,024
1.	Ruhe	7,85	12,76	0,615	1.	Ruhe	6,99	17,47	0,400
2.	Tetanus	17,62	19,02	0,927	2.	Tetanus	19,61	20,35	0,646**).

*) Vierordt, a. a. O. E. Smith, philosoph. magazine, 4. sér. vol. XVIII. Speck, Archiv f. exper. Pathologie Bd. 3. v. Boeck und Bauer, Zeitschr. f. Biologie Bd. 10.

**) Vierordt, a. a. O. Sczelkow, Wiener Sitzungsber. Bd. 45.

g) Verschiedene andere physiologische Bedingungen sind endlich noch von Einfluss auf den respiratorischen Gaswechsel gefunden worden. Hierher gehören: 1) die Abhängigkeit des Gaswechsels vom Lebensalter: nach Andral und Gavarret steigt die CO_2-Ausscheidung etwa bis zum 30. Lebensjahr, um dann wieder langsam abzunehmen. Diese Verschiedenheiten sind jedenfalls zum grössten Theil durch die Veränderungen des Körpergewichts und des Lungenraumes bedingt. 2) Die Tag- und Nachtschwankungen des Gaswechsels: Pettenkofer und Voit fanden beim Menschen, Henneberg bei Rindern, dass von der Gesammtmenge der ausgeathmeten CO_2 die grössere Hälfte auf den Tag, die kleinere auf die Nacht kommt, während von dem aufgenommenen O mehr auf die Nacht als auf den Tag fällt. Wahrscheinlich sind diese Unterschiede theils von der Nahrungsaufnahme, theils von der Muskelruhe während des Schlafes abhängig, denn im Hungerzustand und bei fortdauernder Muskelruhe verschwinden dieselben, und beim Wiederkäuer kehrt sich das Verhältniss um, wenn man die vorwiegende Fütterung in die Nacht verlegt (Henneberg).

Andral und Gavarret fanden beim Menschen folgende Werthe für die stündlich geathmeten CO_2- und O-Mengen:

Lebensalter	Körpergewicht in Kilogr.	CO_2	O
8 Jahre	22,26	18.3	15,6
15 „	46,41	31,9	27,16
16 „	53,39	39.6	33,7
18—20 „	61,26—60,5	41,8	35,5
20—24 „	60,5—68,8	44,7	38,0
40—60 „	68,8—65,5	37,0	31,5
60—80 „	65,5—61,1	33,7	28,7.

Selbstverständlich ist die hier vorliegende Abhängigkeit so complexer Art, dass sich aus den Resultaten kein unmittelbarer Schluss ziehen lässt. Reducirt man die gewechselten Gasmengen auf gleiches Körpergewicht (was gleiches Gewicht verbrennlicher Substanz und wohl annähernd auch gleiche Grösse des Lungenraums bedeutet), so nimmt der Gaswechsel nicht zu, sondern ab mit dem Lebensalter, ein Ergebniss, das mit der Abnahme der Puls- und Athemfrequenz, durch welche die Raschheit der Lungenventilation wesentlich bestimmt ist, übereinstimmt *).

Bei normaler Nahrungsaufnahme und Tagesarbeit kamen in einem Versuch von Pettenkofer und Voit von der Gesammtmenge der in 24 Stunden exspirirten CO_2 58 Proc. auf die 12 Tag-, 42 auf die 12 Nachtstunden, während vom O 33 Proc. auf den Tag und 67 auf die Nacht fielen. In den meisten Fällen scheinen jedoch die Unterschiede diese Grösse nicht zu erreichen. Auch Valentin beob-

*) Valentin, Lehrb. d. Physiol. Bd. 1.

achtete an winterschlafenden Murmelthieren, dass nicht nur überhaupt während des Winterschlafs der Gaswechsel abnahm, sondern dass auch die Θ-Aufnahme um so mehr über die $C\Theta_2$-Ausscheidung überwog, je tiefer der Schlaf war *).

4) *Aeussere und innere Athmung. Theorie der Respiration.* Dem äussern Gaswechsel, welcher hauptsächlich durch die Lungen vermittelt wird, pflegt man als *innere* Athmung den entgegengesetzten Wechsel der Blutgase gegenüberzustellen, der im Verkehr zwischen Blut und Geweben stattfindet, und durch den das in den Lungen entstandene arterielle in das venöse Blut der Organe zurückverwandelt wird. Zwischen innerer und äusserer Athmung muss, da das Blut jeder Herzhälfte in seiner Zusammensetzung constant bleibt, ein genaues Gleichgewicht stattfinden, d. h. es muss in einer gegebenen Zeit in den Lungen ebenso viel $C\Theta_2$ ausgeschieden werden, als innerhalb der Organe im Blute sich anhäuft, und es muss ebenso viel Θ aufgenommen werden, als in den Organen durch Oxydationsprocesse verbraucht wird. Die Einrichtungen, durch welche dieses Gleichgewicht erreicht ist, sind vorzugsweise auf Seite der äusseren Athmung gegeben, indem die Mechanik des Respirationsapparates durch das Mittelglied der Nervencentren von den Zuständen der Blutmischung beherrscht wird (s. §. 80).

Aeussere und innere Athmung sind, wie in Bezug auf die Richtung des Gaswechsels, so auch hinsichtlich der Beschaffenheit der chemischen Vorgänge wesentlich von einander verschieden. Bei der *äusseren* Athmung verkehren die Gase grossentheils im Zustande der *Dissociation*. Indem den Lungen im Venenblute eine grosse Menge Θ-freien Hämoglobins zugeführt wird, muss dasselbe hier aus der Θ-reichen Inspirationsluft Θ aufnehmen, aber dieser wird so lose gebunden, dass er leicht durch verminderten Druck oder erhöhte Temperatur oder durch die austreibende Wirkung anderer Gase wieder in Freiheit gesetzt wird. Anderseits tritt die $C\Theta_2$ aus dem lose gebundenen Zustand, in welchem sie grossentheils sowohl im Plasma wie in den Blutkörpern enthalten ist, in die $C\Theta_2$-arme Respirationsluft aus. Dass auch bei diesem Process, wie bei jeder ächten Dissociation, eine Umkehr möglich ist, wenn der $C\Theta_2$-Druck im Respirationsraum die $C\Theta_2$-Spannung des Lungenblutes übertrifft, haben die auf S. 401 angeführten Versuche von W. *Müller* gelehrt. In der Abhängigkeit von Druck und Temperatur und in der begünstigenden Wirkung, welche die Durchleitung eines andern Gases auf die Ausscheidung sowohl des Θ wie der $C\Theta_2$ ausübt, verhalten sich diese Dissociationsvorgänge ähnlich der gewöhnlichen Diffusion, sie unterscheiden sich aber von der letzteren wesentlich dadurch, dass die Aufnahme der Gase nicht gemäss dem Dal-

---

*) *Pettenkofer* und *Voit*, Münchener Akademieber. 1866 und 67. *Henneberg*, Journ. f. Landwirthschaft, IV, V (1870). *Valentin*, Moleschott's Unters. Bd. 2.

ton'schen Gesetze proportional dem Druck zu- und abnimmt, sondern dass es für jede der Gasverbindungen bei gegebenem Druck eine bestimmte Dissociationstemperatur und bei gegebener Temperatur einen bestimmten Dissociationsdruck gibt, bei welchem die Trennung erfolgt. Für die Gasverbindungen des Blutes, das Oxyhämoglobin und die losen CO_2-Verbindungen, sind diese Grenzwerthe des Drucks und der Temperatur bis jetzt nicht bestimmt und wegen der fortwährenden Oxydationsprocesse im lebenden Blute schwer bestimmbar. Uebrigens ist wohl ein kleiner Theil der CO_2 und der gesammte N bloss absorbirt im Blute enthalten, und dieser Theil der Gase wird also den gewöhnlichen Diffusionsgesetzen folgen. Anderseits ist ein Theil der CO_2 durch seine feste chemische Bindung (in der Soda) der Dissociation entrückt, aber dieser Theil sowohl wie die chemisch locker gebundene CO_2 können möglicher Weise in Folge der Entstehung saurer Zersetzungsproducte im Blute schon unterhalb der Dissociationsgrenzen ausgetrieben werden (S. 285).

Bei der inneren Athmung, in der Capillarbahn der Gewebe, verschwindet der Hämoglobinsauerstoff, indem er zu jenen Verbrennungen dient, als deren Endproduct die Kohlensäure des Venenblutes auftritt. Die Verbrennungen, welche diese Veränderungen bewirken, finden nur zum allergeringsten Theile im Blute unabhängig von dem Parenchym der Gewebe statt, da das stehende Blut nur langsam dunkelt und seinen Gasgehalt ändert, während es bei der Durchleitung durch die Capillarbahn der Organe ausserordentlich rasch den Charakter des Venenbluts annimmt (s. S. 359). Einigermassen vollzieht sich diese Veränderung auch in dem äusseren Athmungsorgan, da das durch die Blutbahn einer rasch dem lebenden Thiere entnommenen Lunge geleitete Blut an O verarmt und an CO_2 reicher wird (Ludwig und J. J. Müller), so dass der Vorgang in der athmenden Lunge eigentlich die Resultante einer inneren und der äusseren Athmung ist, wobei aber die letztere in diesem Fall überwiegt. In der Haut, in welcher ebenfalls beide Processe neben einander stattfinden, muss dagegen, da das aus ihr zurückfliessende Blut die allgemeinen Kennzeichen des Venenblutes an sich trägt, die innere Athmung im Uebergewicht sein.

Die oxydirende Wirkung, welche die Gewebe auf das in ihren Capillaren strömende Blut ausüben, kann entweder 1) so gedeutet werden, dass man annimmt, aus dem Parenchym der Gewebe gingen Stoffe in das Blut über, welche dem Oxyhämoglobin rasch seinen O entziehen, worauf dann durch weitere Spaltungen und Oxydationen CO_2 gebildet werde; oder man kann 2) voraussetzen, die Oxydationen, als deren Endproduct die CO_2 entsteht, fänden in den Geweben selbst statt, worauf erst die fertige CO_2 von dem Blute gebunden und abgeführt werde; oder man kann 3) annehmen, das Blut verhalte sich, abgesehen davon, dass es der Träger der Respirationsgase ist, ähnlich den Geweben, insofern auch in seinen Zellen Oxydationsprocesse stattfinden, durch welche O verbraucht und CO_2 ge-

bildet wird. Zu Gunsten der ersteren Ansicht, welche die CO_2-Bildung in das Blut verlegt, hat A. Schmidt geltend gemacht, dass reducirende Substanzen, Stoffe, welche wahrscheinlich als nächste Spaltungsproducte aus dem Stoffwechsel der Gewebe hervorgehen, in dem durch die Organe geleiteten Venenblut, namentlich aber im Erstickungsblut vorkommen, da der solchem Blute zugesetzte O viel rascher verbraucht wird, als es bei gewöhnlichem Blute geschieht. Die Function der Organe vergrössert die Menge dieser in das Blut tretenden reducirenden Stoffe, wie Schmidt am reizbaren Säugethiermuskel nachwies, indem das durch den gereizten Muskel geleitete Blut mehr O in feste Verbindungen überführt als dasjenige, welches mit dem ruhenden Muskel in Berührung gewesen war (jenes durchschnittlich 3, dieses 1—1,5 Vol.-Proc). Ausserdem nimmt nach Ludwig und Schmidt mit der Geschwindigkeit des durch den Muskel strömenden Blutes die Menge der gebildeten CO_2 zu. Für die zweite Ansicht, welche das Parenchym der Gewebe als den Heerd der Oxydation betrachtet, ist namentlich Pflüger eingetreten. Er macht geltend, dass alle Zellen O verbrauchen und CO_2 bilden, dass bei gewissen Thieren, die durch sehr intensive Oxydationsprocesse sich auszeichnen, nämlich den Insekten, die Luft durch ein besonderes Kanalsystem (die Tracheen) direct mit den Geweben in Berührung gebracht wird, und dass die Wärme, das unmittelbare Product der Verbrennung, offenbar nicht im Blute, sondern in den Geweben entstehe. Anderseits sei die Menge der im Erstickungsblut vorhandenen reducirenden Substanzen eine sehr geringe, und werde die Abhängigkeit der CO_2-Bildung von der Function der Organe und von der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes vollkommen erklärlich, wenn man den Oxydationsvorgang in das Innere der Organe verlege. Nimmt man nun aber hinzu, dass noch in dem gelassenen Blute O verbraucht und CO_2 gebildet wird, so wird man offenbar zu der dritten der oben als möglich hingestellten Ansichten geführt, wonach sich Gewebe und Blut beide an den Oxydationsprocessen betheiligen, indem wahrscheinlich zugleich die Verbrennung in den Geweben um so mehr überwiegen wird, je energischer der Stoff- und Kraftwechsel in ihnen stattfindet.

Indem die innere Athmung einen complicirten Verbrennungsprocess darstellt, bei welchem Spaltungen und Verbindungen der Spaltungsproducte mit einander eine grosse Rolle spielen, wird es begreiflich, dass die Aufnahme des O und die Ausscheidung der CO_2 nicht einander quantitativ entsprechen. Dass bei Spaltungsvorgängen neben O-armen Verbindungen CO_2 frei werden kann, ohne dass O aufgenommen wird, haben wir schon bei der allgemeinen Betrachtung der chemischen Processe im Organismus gesehen (S. 105 u. f.); ebenso kann umgekehrt, wenn die Oxydation nicht bis zu den Endproducten vorwärts schreitet, O verbraucht werden, ohne dass eine entsprechende Menge von CO_2 und H_2O entsteht. So erklärt es sich denn, dass der O-Verbrauch und die CO_2-Erzeugung bei der Respiration keineswegs immer gleichen Schritt halten, und dass daher der

Quotient $\frac{CO_2}{O}$ bald kleiner, bald grösser als die Einheit sein kann. Findet das erstere statt, wird ein grösseres Volum O aufgenommen als CO_2 ausgeschieden, was der gewöhnliche Fall ist, so rührt dies davon her, dass nicht aller bei der innern Athmung verbrauchte O zur vollständigen Oxydation des C verwendet wurde (der H der verbrennenden Gewebsstoffe fällt wegen seiner geringen Menge wenig in Rücksicht). Findet dagegen das zweite statt, wird mehr CO_2 ausgeschieden als O aufgenommen, wie es z. B. nach S. 403 bei angestrengter Muskelarbeit vorkommt, so ist dies davon abzuleiten, dass neben der Verbrennungs-CO_2 auch noch Spaltungs-CO_2 auftritt, d. h. solche, die von der Spaltung der Gewebsstoffe ohne oder mit verhältnissmässig unbedeutender O-Aufnahme herrührt (entsprechend den in §. 23 vorgeführten Beispielen). Das Auftreten des O-reichsten Verbrennungsproductes, der CO_2, bei solchen Spaltungen ohne oder mit relativ unbedeutender Oxydation macht auf der andern Seite die Entstehung O-armer Producte nothwendig, und diese sind es wahrscheinlich, welche in so hohem Grad reducirend auf das durch die Capillarbahn der Gewebe geleitete Blut wirken.

Der Lunge kommt die wichtige Function zu, die Anhäufung solcher nicht vollständig verbrannter Substanzen zu verhüten, indem sie durch die äussere Athmung fortwährend O dem Blute zuführt und die aus der Spaltung und Verbrennung hervorgegangene CO_2 entfernt. Dass dieser Gaswechsel durch die fortwährende Ventilation der Luftwege, wie sie der Mechanismus der Athmung herbeiführt, wesentlich begünstigt wird, ist leicht ersichtlich. Es lässt sich aber ausserdem die Frage aufwerfen, ob die Lunge nicht, ähnlich andern secretorischen Apparaten, activ auf die Austreibung der in ihrem Blute angehäuften CO_2 einwirke, etwa durch saure Zersetzungsproducte, welche im Lungengewebe gebildet in das Blut ihrer Capillarbahn gelangen. Da jedoch die Tension der CO_2 in abgeschlossenen Lungenalveolen von der Kohlensäurespannung im Blute des rechten Herzens nicht merklich verschieden ist, so scheinen zu den in der Lunge gegebenen mechanischen Bedingungen der CO_2-Verdunstung chemische Wirkungen, welche die Ausscheidung dieses Gases unterstützen, nicht hinzuzutreten (Pflüger).

Die Auffassung der Respiration als eines Verbrennungsprocesses verdankt den Arbeiten Lavoisier's über den Sauerstoff ihre erste Begründung. Die an ihn sich anschliessende chemische Schule betrachtete aber die Lungen selbst als den Heerd der Verbrennung. Der entgegengesetzten Auffassung wurde durch die Arbeiten von Magnus über die Blutgase Bahn gebrochen. Indem dieser Physiker zeigte, dass noch in dem entleerten Blute beliebig oft CO_2 durch O und O durch CO_2 verdrängt werden könne, wurde er zu der mechanischen Theorie der Respiration geführt, nach welcher die Lunge bloss als ein mechanischer Ventilationsapparat zur Compensation der durch die Verbrennungsprocesse der inneren Athmung bewirkten Blutveränderungen galt, wobei der Austausch

der Gase in ihr nach den Gesetzen der Diffusion erfolgen sollte. Aber schon *Magnus* stellte fest, dass die Blutgase nicht dem *Dalton*'schen Gesetze folgen, und hieran anknüpfend hat dann die neuere Bluntuntersuchung gelehrt, dass fast der gesammte Θ und die überwiegende Menge der $C\Theta_2$ lose chemisch gebunden sind, so dass Verminderung des Drucks und Erhöhung der Temperatur zu ihrer Austreibung ausreichen (§. 65). Dass hierin ein im wesentlichen dem Begriff der *Dissociation* zu subsumirender Fall vorliege, haben in neuerer Zeit *Ludwig* und *J. W. Müller* sowie *Donders* bemerkt. Hiermit ist die chemische Theorie der Respiration, in freilich sehr veränderter Form, wiederhergestellt. Nicht der Verbrennungsprocess selbst ist in die Lunge verlegt, sondern dieser bleibt der inneren Gewebeathmung zugewiesen, aber die Austreibung der $C\Theta_2$ und die Bindung des Θ sind auf chemische Processe zurückgeführt, die übrigens, da sie grossentheils Dissociationen bei geringen Druck- und Temperaturunterschieden darstellen, sich in manchen Beziehungen ähnlich der mechanischen Diffusion verhalten. Viel dunkler sind im Allgemeinen noch die in der Capillarbahn der Gewebe stattfindenden Vorgänge der inneren Athmung. Dass diese Vorgänge je nach der Beschaffenheit der Organe und ihren functionellen Zuständen weit wechselnder sind als der Gasaustausch in den Lungen, geht aus den Versuchen von *Ludwig* und *Al. Schmidt* hervor, nach denen der Θ-Verlust des Blutes in der Capillarbahn durchaus nicht proportional der Zeit oder der Berührungsoberfläche wächst, indem in sehr kurzer Zeit im kleinen Capillargebiet der Niere fast sämmtlicher Θ des durchgeleiteten Blutes aufgebraucht werden kann. Da das Blut, welches durch Organe hindurchgetrieben worden ist, stets noch weitere Mengen von Θ durch Verbrennung zu binden vermag, da also in solchem Blute Θ-arme reducirende Substanzen vorhanden sein müssen, so hat *Schmidt* angenommen, in dem Parenchym der Gewebe entstünden zunächst nur durch die dort stattfindenden Spaltungsprocesse Θ-arme Stoffe, die dann erst nach dem Uebertritt in das Blut mit dem Θ des letzteren sich verbänden. Dass ein entscheidender Beweis für diese Ansicht in den Versuchen *Schmidt*'s nicht vorliegt, sondern dass dieselben ebenso gut auf eine in den Geweben selbst stattfindende Oxydation bezogen werden können, hat *Pflüger* hervorgehoben. Abgesehen von den oben geltend gemachten Gründen beruft sich *Pflüger* für seine Anschauung, dass in den Geweben selbst die Verbrennung stattfinde, auf von ihm gemeinsam mit *Finkler* ausgeführte Versuche, in denen bei Hunden durch Aderlässe von verschiedener Grösse eine Verminderung der Blutmenge und in Folge dessen auch der Strömungsgeschwindigkeit des Bluts erzielt wurde. Hierbei nahm bei wachsendem Blutverlust der Sauerstoffgehalt des venösen Blutes rasch ab, so dass der gesammte Sauerstoffverbrauch innerhalb der Blutbahn innerhalb ziemlich weiter Grenzen der Strömungsgeschwindigkeit constant blieb. Natürlich sind übrigens diese Versuche mit denen von *Ludwig* und *Schmidt* über die Durchströmung einzelner Organe nicht direct vergleichbar, theils weil es sich in ihnen um die resultirenden Wirkungen aller Körperorgane handelt, theils weil die Verminderung der Strömungsgeschwindigkeit erst durch die Verminderung der Blutmenge zu Stande kommt. Auf die in den Geweben stattfindende $C\Theta_2$-Bildung schliesst *Pflüger* auch daraus, dass, wie er und *Strassburg* fanden, in der Luft abgebundener Darmschlingen eine höhere $C\Theta_2$-Spannung eintritt, als in dem venösen Herzblut der Thiere. Die Frage, ob die Lunge sich durch eine *chemische* Wirkung

bei der Austreibung der CO_2 betheilige, suchte J. J. Müller zu prüfen, indem er aus einem Glasballon einerseits durch ein Röhrensystem, welches mit dem einen Schenkel eines Manometers in Verbindung stand, anderseits durch die kurz zuvor ausgeschnittene Lunge eines Hundes, deren Luftröhre mit dem andern Schenkel des Manometers verbunden war, defibrinirtes Blut leitete: es ergab sich stets eine Differenz der Hg-Stände zu Gunsten der Lunge, woraus M. schloss, dass in der That eine solche austreibende Wirkung des Lungengewebes auf die CO_2 stattfinde. Möglicher Weise konnte jedoch diese Differenz durch eine langsame Contraction der allmälig absterbenden Lunge bedingt sein. Wolffberg, Strassburg und Nussbaum versuchten es daher, beim lebenden Thier die CO_2-Spannung in abgeschlossenen Bronchialräumen mit der CO_2-Spannung des venösen Blutes zu vergleichen. So wurde in Procenten der Gesammtspannung der Gase die Tension der CO_2 im Mittel gefunden: in der Lungenluft 3,56—3,84, im Blut des rechten Herzens 3,43—3,81 (Wolffberg, Nussbaum), Unterschiede, welche zu unbedeutend sind, als dass ihnen ein Werth beigelegt werden könnte. Dagegen fand Strassburg in abgebundenen Darmschlingen eine CO_2-Spannung von 7,7 Proc. Die Methode, mittelst welcher hierbei die Gasspannungen in der Lunge, sowie im venösen Blute bestimmt wurden, war die folgende. Beim lebenden Hunde wurde ein Theil der Lungen temporär mittelst eines in den zuführenden Bronchus gebrachten aufzublasenden Kautschukbeutels abgeschlossen, während die übrige Lunge weiter athmete; mittelst eines den Kautschukbeutel durchsetzenden elastischen Katheters konnte dann in verschiedenen Zeiträumen nach geschehenem Abschluss die Luft aus der abgesperrten Lungenpartie in ein Eudiometer gesaugt und analysirt werden. Die Gasspannung des venösen Blutes wurde bestimmt, indem man das lebende Blut aus der Lungenarterie in einem besondern Apparat auffing, in welchem es noch warm und vor der Defibrination mit atmosphärischer Luft geschüttelt wurde, um dann die an letztere abgegebene CO_2 durch Absorption zu bestimmen. Die so von Wolffberg für die Gasspannungen im Lungenarterienblut erhaltenen Werthe (27 Mm. Hg für den O, 24 für die CO_2) stimmen mit denjenigen ziemlich nahe überein, welche Holmgren fand, indem er das defibrinirte Blut mit einem mit H_2O-Dampf gesättigten aber gasfreien Raum in Berührung brachte, mittelst des Manometers den Druck der nach dem Schütteln entwichenen Gase maass und aus der procentischen Zusammensetzung des abgedunsteten Gasgemenges die Partiarspannungen berechnete. Wir stellen die Resultate des letzteren Beobachters (bei 40° C. gewonnen) nebst Mittelwerthen für die Partiarspannungen in der In- und Exspirationsluft zusammen.

	CO_2-	O-Spannung		CO_2-	O-Spannung
im Arterienblut	22,3	17,61	Inspirationsluft	0	160 Mm. Hg (21 Proc.)
im Venenblut	30,6	9,26	Exspirationsluft	25,1 (3,6 Proc.)	127 Proc.) (17 Proc.)
im Erstickungsblut	38,1	1,94			

Ueber die Abhängigkeit der CO_2-Spannung der Lungenluft von der Zeitdauer ihrer Wechselwirkung mit dem Blute hat Becher Versuche ausgeführt. Er hielt bei constant erhaltenem Athemvolum die Inspirationsluft während verschiedener Zeiten in den Luftwegen zurück und bestimmte dann ihren CO_2-Gehalt. Er fand so bei einem Athemvolum von 4560 C. C.

nach	0	20	40	60	80	100 Sec.
	3,6	5,6	6,3	7,2	7,3	7,5 Proc. CO_2.

Hieraus folgerte er, dass nach etwa 100 Sec. die vollständige Ausgleichung der CO_2-Spannung erreicht sei und einem Procentgehalt von etwa 7,5 entspreche. Schon Donders hat aber gegen diese Versuche bemerkt, dass bei längerer Dauer des Athmungsstillstandes das Blut durch CO_2-Stauung verändert werde, und dass sich so ohne Zweifel allzu hohe Werthe für die CO_2-Spannung ergeben *).

§. 80. Einfluss des Nervensystems auf die Athmung.

Das Centralorgan der Athembewegungen liegt im verlängerten Mark. In der grauen Masse am untern Ende der Rautengrube, zwischen dem Vagus- und Accessoriuskern, findet sich ein Gebiet von wenigen Millimetern im Durchmesser, dessen Zerstörung augenblicklich die Athembewegungen aufhebt und dadurch den Tod herbeiführt (Lebensknoten, noeud vital, nach Flourens). Dieses Centralorgan ist einer doppelten Erregung zugänglich: 1) einer directen oder automatischen durch das in ihm strömende Blut, und 2) einer reflectorischen von den verschiedensten sensibeln Nerven aus, namentlich von jenen, welche sich zu den Respirationsorganen (Kehlkopf, Luftröhre und Lungen) begeben. In beiden Fällen wird der Erregungsvorgang vom verlängerten Mark aus in den motorischen Hals- und Brustnerven zu den Respirationsmuskeln (Phrenicus, Intercostalnerven, Halsnerven zu den tiefen Inspiratoren) geleitet.

1) Automatische Erregung des Athemcentrums. Nach Trennung aller sensibeln Nerven, welche reflectorisch Athembewegungen erregen können, dauern die letzteren fort: die Athmungsmuskeln verhalten sich also ähnlich wie das Herz, jedoch mit dem Unterschiede, dass das Centralorgan der automatischen Erregung nicht in ihnen, sondern ausserhalb, im verlängerten Mark, gelegen ist. Der Reiz, der diese automatische Erregung unterhält, geht vom Blute aus, denn Veränderungen der Blutmischung alteriren sogleich die Mechanik des Athmens. Auf diese Weise können, durch unmittelbare Einwirkung des veränderten Blutes auf das verlängerte Mark, zwei Zustände hervorgebracht werden: 1) ein Zustand, in welchem die Athembewegungen stille stehen, weil das Bedürfniss nach Sauerstoff, durch reichliche Sättigung des Blutes mit diesem Gase, aufgehoben ist: Apnoë; 2) ein Zustand, in welchem die Athembewegungen entweder fre-

*) Lavoisier et Séguin, mém. de l'académ. 1790. Magnus, Poggendorff's Ann. Bd. 36 u. 56. Becher, Mittheil. der Züricher naturforsch. Gesellsch. 1855. Holmgren, Wiener Sitzungsber. Bd. 48. A. Schmidt, J. J. Müller, J. Worm Müller, Berichte aus dem physiologischen Institut in Leipzig 1867—70. Pflüger, Wolffberg, Strassburg, Nussbaum, Pflüger's Archiv Bd. 4, 6, 7 u. 10. Donders, ebend. Bd. 5.

quenter oder an Intensität gesteigert werden, weil das Bedürfniss nach Sauerstoff gesteigert ist: *Dyspnoë*. Zwischen beiden in der Mitte liegt der Zustand der normalen Lüftung des Blutes mit regelmässigem Ablauf der Athembewegungen (*Eupnoë*). Da die sich selbst überlassene Athmung durch das Bedürfniss regulirt wird, so kann der Zustand der *Apnoë* nur durch die *künstliche* Athmung herbeigeführt werden, wenn man bei derselben die Ventilation des Lungenblutes in einem Umfange herstellt, durch welchen das Gleichgewicht der Blutmischung überschritten wird, indem sich ein hyperarterielles, mehr als gewöhnlich mit Θ versehenes und von $C\Theta_2$ befreites Blut bildet. Sobald das Blut die apnoische Beschaffenheit angenommen hat, steht die Respiration sich selbst überlassen auf kurze Zeit stille, bis durch Θ-Verbrauch und Anhäufung von Verbrennungsproducten im Blut ein erneuter Antrieb zu den Athembewegungen gegeben wird. Der Zustand der *Dyspnoë* dagegen kann nicht nur bei der künstlichen Unterhaltung der Athmung, wenn die Lungenventilation unzureichend vollzogen wird, sondern auch bei der natürlichen Respiration auf manchfache Weise, theils in Folge mechanischer Hindernisse innerhalb der Luftwege, theils durch Veränderungen der Athmungsluft oder andere Störungen, welche die Blutlüftung hindern, zu Stande kommen. Die *nächsten* Ursachen der Dyspnoë beruhen aber, wie diejenigen der Apnoë, immer auf Veränderungen des Blutes: wie die Apnoë durch Θ-Ueberladung und rasche Entfernung der Verbrennungsproducte, so entsteht die Dyspnoë durch Θ-Mangel und Anhäufung der Verbrennungsproducte, namentlich der $C\Theta_2$, im Blute. Gewöhnlich sind bei der Dyspnoë beide Momente gleichzeitig wirksam, doch kann auch bei zureichender Entfernung der $C\Theta_2$, wenn Θ-Mangel eintritt, und ebenso bei zureichendem Θ-Gehalt, wenn die $C\Theta_2$ sich anhäuft, Dyspnoë entstehen. Wir können daher eine *Dyspnoë aus Θ-Mangel* und eine *Dypsnoë wegen $C\Theta_2$-Ueberladung* des Blutes unterscheiden.

Dyspnoë aus Θ-Mangel entsteht beim Einathmen der negativschädlichen Gase, beim Athmen in luftverdünnten Räumen und bei Suspendirung des Athmens durch Verschluss der Trachea. In dem Erstickungsblut der auf solche Weise getödteten Thiere findet sich der Θ ausserordentlich vermindert, das Blut ist durch Reduction des Hämoglobin schwarzroth geworden, dagegen ist die $C\Theta_2$ oft nicht vermehrt, ja sie kann (z. B. bei reichlicher Ventilation des Blutes durch H- oder N-Athmung) vermindert sein (*Pflüger*).

Dyspnoë aus $C\Theta_2$-Ueberladung entsteht beim Einathmen $C\Theta_2$-reicher Gasgemenge oder bei mangelhafter Entfernung der im Blut angehäuften $C\Theta_2$ (z. B. durch gehemmte Exspiration, durch Störungen der Lungencirculation). $C\Theta_2$-reiche Gasgemenge wirken sogar dann dyspnoisch, wenn ihr Θ-Gehalt reicher ist als derjenige der Atmosphäre (*Thiry*), auch das Blut kann in solchem Fall Θ-reicher sein als in der Norm (*Pflüger*). Die beiden Blutveränderungen, welche Dyspnoë erzeugen, wirken, wenn sie

eine gewisse Grenze überschreiten, nicht mehr erregend, sondern lähmend auf das Athemcentrum: die Reizbarkeit des letztern hört sehr schnell auf, sobald ihm Θ-haltiges Blut gänzlich entzogen wird, und ein Uebermaass an $C\Theta_2$ erzeugt rasche Lähmung der Athmungsmuskeln (*Asphyxie*). Andere *asphyktische Gase* wirken theils durch die Θ-Beraubung des Blutes (so die Θ-verdrängenden $C\Theta$, $N\Theta$ und die das Hämoglobin reducirenden Gase PH_3, AsH_3, H_2S), theils dadurch, dass sie, ähnlich der $C\Theta_2$, nur meistens ungleich heftiger, zuerst erregend und dann lähmend auf das Athemcentrum einwirken (so namentlich CyH und nebenbei wahrscheinlich manche der oben genannten sowie andere Gase, die zugleich heftig zersetzend auf das Blut und reizend auf die Athmungswege einwirken, z. B. Cl, HCl, $S\Theta_2$ u. s. w.). Vielleicht liegt bei dem Θ-Mangel des Blutes der Dyspnoë eine ähnliche Ursache wie bei der Ueberladung mit $C\Theta_2$ und andern asphyktischen Stoffen zu Grunde: nämlich die Anhäufung von Substanzen im Blute, welche, wenn nicht fortwährend durch ihre Fortschaffung durch vollständige Verbrennung gesorgt ist, zuerst reizend und dann lähmend auf das Athemcentrum einwirken. Dass solche reducirte Producte der inneren Gewebeathmung sich im venösen und noch mehr im Erstickungsblut ansammeln, haben wir gesehen (S. 291), und bei manchen andern Erregungen centraler Nervenapparate, z. B. bei den Darmbewegungen, scheinen dieselben eine Rolle zu spielen (S. 200). Bestätigte sich diese Vermuthung, so würde als die allgemeine Ursache der Dyspnoë die *Anhäufung der physiologischen Zersetzungsproducte* (einschliesslich der $C\Theta_2$) *und ihnen ähnlich wirkender Stoffe im Blute* zu bezeichnen sein.

2) *Reflectorische Erregung des Athemcentrums.* Durch die Erregung sensibler Nerven kann in dem verlängerten Mark sowohl In- als Exspiration ausgelöst werden. Die Nervenbahnen, welche die Leitung dieser Erregung vermitteln, liegen vorzugsweise in den Zweigen des nervus vagus zu den Respirationsorganen (Lungenvagus, oberer und unterer Kehlkopfnerv), doch können auch andere Empfindungsnerven, namentlich Hautnerven, bei ihrer Reizung reflectorische Athembewegungen hervorrufen. Der wichtigste der sensibeln Respirationsnerven ist, wie die Erfolge seiner Reizung und Durchschneidung lehren, der *Lungenvagus*. Lässt man auf den centralen Stumpf des Vagusstammes am Halse (unterhalb der Abgangsstelle des Laryngeus sup.) mässige Reize einwirken, so werden die Athemzüge beschleunigt, stärkere Reize erzeugen einen Inspirationstetanus, insbesondere also Stillstand des inspiratorisch contrahirten Zwerchfells (*Rosenthal*). *Durchschneidung des einen* Vagusstammes alterirt in der Regel wenig die Respiration; trennt man aber beide Nerven, so wird die Athmung ausserordentlich verlangsamt, namentlich die Athempause verlängert, dabei aber die Intensität der einzelnen Inspirationen so verstärkt, dass die Athmungsgrösse anfänglich ungeändert bleibt und erst bei herannahendem Tode, der unter den allgemeinen Erscheinungen der Dyspnoë erfolgt, beträchtlich sinkt.

Der Erregungszustand der peripherischen Verzweigungen des Lungenvagus scheint hauptsächlich von dem Ausdehnungszustand der Lunge bedingt zu sein: jede Ausdehnung der Lunge nämlich wirkt erschlaffend auf das Zwerchfell und die übrigen Inspiratoren, erregend auf die Exspiratoren; das Zusammensinken der Lunge dagegen lässt die Exspiratoren erschlaffen und erzeugt Zusammenziehung, selbst Krampf der Inspirationsmuskeln (Breuer und Hering). Die Erregungszustände der peripherischen Vagusfasern scheinen also eine Art Selbststeuerung der Athmung zu besorgen, indem die Inspiration einen Exspirationsreflex, die Exspiration einen Inspirationsreflex hervorruft. Hiernach sind die Reizerfolge am Vagusstamme wahrscheinlich so zu deuten, dass mässige Reize die fortwährende (tonische) Erregung, in welcher sich die beiderlei Nervenfasern von ihrer Peripherie aus befinden, steigern, so dass schwache Volumänderungen der Lunge schon genügen, um abwechselnd In- und Exspirationsreflex auszulösen, die Athmungen also frequenter aber schwächer werden müssen; starke Reizung dagegen scheint die den Inspirationsreflex erzeugenden Fasern vorzugsweise in Anspruch zu nehmen. Durchschneidung der beiden Vagusstämme beseitigt die reflectorischen Wirkungen des Lungenvagus, trotzdem steht die Athmung nicht stille, weil das verlängerte Mark als automatisches Centrum noch weiter functionirt.

Erregung des obern Kehlkopfnerven, seiner peripherischen Ausbreitung in der Kehlkopfschleimhaut oder seines centralen Stumpfes nach vorheriger Durchschneidung, bewirkt bei mässiger Reizung Abnahme der Inspirationen, bei stärkerer Reizung Contraction der Exspirationsmuskeln. Die Bewegung des Hustens ist die physiologische Form dieser Reflexwirkung. Aehnlich, nur schwächer, wirkt in der Regel die Reizung des centralen Durchschnittsendes vom unteren Kehlkopfnerven (Recurrens), der demnach kein rein motorischer Nerv sein kann, sondern gleichfalls sensible Fasern zur Schleimhaut der Luftwege führen muss (Burkart).

Wie die Haut ein die Lunge unterstützendes Athmungsorgan ist, so ist auch die Reizung der sensibeln Hautnerven von ähnlicher Wirkung wie die Erregung des Lungenvagus: mässige Hautreize erzeugen Beschleunigung der Athembewegungen, starke Erregungen, namentlich Temperaturreize können Inspirationstetanus hervorrufen (Schiff). Anderseits gibt es einzelne dem Kehlkopfnerven benachbarte sensible Gebiete, welche eine diesem analoge exspiratorische Reflexwirkung erzeugen: so besonders die Reizung der Nasenschleimhaut oder des sich auf ihr ausbreitenden Nasenastes vom Trigeminus (Niesbewegung).

Von Legallois wurde zuerst der Nachweis geliefert, dass die Athembewegungen im verlängerten Mark ihren Ursprung haben; von Flourens wurde dann das Athemcentrum genauer anatomisch begrenzt. Diese wie die meisten älteren Physiologen betrachteten das genannte Gebiet im wesentlichen als ein automatisches Centrum, wobei sie aber den zu demselben gelangenden sensibeln Nerven, namentlich den Lungenmagennerven, einen wesentlichen Einfluss zuge-

standen. Später führte das Studium der Reflexfunctionen (s. Physiol. der Centralorgane) zu dem Bestreben, eine grosse Zahl der sog. automatischen Bewegungen als blosse Reflexe zu deuten: so erklärte denn auch Marshal Hall die Athmung für einen Reflex, der vom Lungenvagus aus angeregt werde. Hiergegen lag aber der Einwand nahe, dass nach der Vagusdurchschneidung die Athembewegungen in einer Weise rhythmisch fortdauern, wie sie durch die von M. Hall postulirte Fortdauer des Willenseinflusses nicht erklärt wird. Volkmann suchte diesen Einwand zu entkräften, indem er einen doppelten Reflex, einen durch den Lungenvagus und einen andern, der durch die Gesammtheit der übrigen sensibeln Nerven geleitet werde, voraussetzte. Für diese letztere Theorie sind noch neuerlich Rach und Wittich eingetreten: dieselben sahen, als sie ausser den beiden Vagis sämmtliche sensible Wurzeln der Halsnerven durchschnitten, die Athmung stille stehen. Nach Rosenthal tritt aber dieser Erfolg nicht ein, wenn man die Thiere bei der Operation vor bedeutenden Blutungen schützt. Zudem steht diese einseitige Reflextheorie mit manchen andern Erscheinungen im Widerspruch oder ist damit nur schwer vereinbar: so mit den sichtlichen Zeichen der Dyspnoë nach doppelter Vagusdurchschneidung, mit dem nach der letzteren fortdauernden Einfluss der Luftzusammensetzung auf die Athmung, u. s. w. Man ist daher in neuerer Zeit allgemein dahin zurückgekehrt, in der medulla oblongata ein automatisches Athemcentrum zu sehen, welches seine Erregungen durch bestimmte Eigenschaften des Blutes empfange. Traube und Thiry schlossen aus ihren Versuchen, dass die CO_2 des Blutes der hierbei wirksame Reiz sei; Rosenthal machte den O-Mangel als solchen geltend, indem er sich theils auf die Beobachtungen W. Müller's, der die reine CO_2 nicht erregend, sondern lähmend auf die Athmung wirken sah, theils auf die Thatsache stützte, dass Uebersättigung des Blutes mit O den der Dyspnoë entgegengesetzten Zustand der Apnoë hervorruft; in den allgemeinen Krämpfen, die bei Compression der Carotiden eintreten (s. Centralorgan), sah R. eine der Athmungsinnervation analoge und theilweise mit ihr verbundene, ebenfalls durch O-Mangel verursachte Erscheinung. O. Nasse suchte zwischen diesen Ansichten zu entscheiden, indem er durch Injection 0,6-procentiger NaCl-Lösung alles O- und CO_2-haltige Blut aus den Hirngefässen entfernte: es traten dabei niemals Athmungskrämpfe auf. Hiergegen kann man jedoch nicht bloss mit R. geltend machen, dass durch eine solche Lösung sehr rasch die centralen Gebilde ihre Erregbarkeit einbüssen, sondern es werden auch, wenn der O-Mangel nicht direct, sondern nur durch die Anhäufung unverbrannt bleibender Spaltungsproducte als Reiz wirken sollte, solche durch die Injectionsflüssigkeit weggespült werden. Zu einem beide Anschauungen vermittelnden Ergebnisse gelangte zuerst Dohmen, indem er die Athemgrösse und Respirationsfrequenz bei Luftathmung mit derjenigen bei N- oder H-Athmung sowie bei CO_2-Athmung verglich. Er fand folgende Verhältnisse:

	Athemgrösse	Athemfrequenz	Tiefe der Inspiration
Luft- : N- oder H-Athmung	1 : 1,872	1 : 1,086	1 : 1,719
Luft- : CO_2-Athmung	1 : 1,992	1 : 1,065	1 : 1,874

Die hieraus gezogene Folgerung, dass sowohl der O-Mangel wie die CO_2-Ueberladung der Respirationsluft Dyspnoë erregt, ist von Pflüger durch die Blutuntersuchung bestätigt worden. Dieser fand bei Hunden:

	im Normalblut	nach N-Dyspnoë	im Normalblut	nach $C\Theta_2$-Dyspnoë
Θ	14,35	0,2	14,4	16,8 Proc.
$C\Theta_2$	36,9	29,9	29,8	56,8 „
N	1,35	1,0	1,2	1,4 „

Die $C\Theta_2$-Dyspnoë war durch ein Gasgemisch, welches Θ-reicher als die atmosphärische Luft war, hervorgerufen, daher die Θ-Zunahme des Blutes. Beide Vergleichsversuche zeigen, dass Dyspnoë eintreten kann sowohl bei ungeändertem, selbst herabgesetztem $C\Theta_2$-Gehalt des Blutes, wenn der Θ desselben stark vermindert wird, als auch bei ungeändertem, ja vermehrtem Θ-Gehalt, wenn die $C\Theta_2$ beträchtlich im Blute zunimmt. Bestätigte sich Pflüger's Vermuthung, dass nicht der Θ-Mangel an sich, sondern die durch ihn verursachte Ansammlung unvollständig verbrannter Zersetzungsproducte im Blute den Reiz für das Athemcentrum abgebe, so würden dadurch offenbar beide Formen der Reizung auf eine übereinstimmende Ursache zurückgeführt sein, da ja die $C\Theta_2$ nur das letzte der aus der Verbrennung der Gewebe hervorgegangenen Zersetzungsproducte darstellt.

Die Veränderungen, welche die Zustände der Dyspnoë und Apnoë vermittelst des Nervensystems in der Mechanik der Athmung und des Kreislaufs hervorbringen, reguliren zugleich den respiratorischen Gasaustausch bei der äusseren sowohl wie bei der inneren Athmung nach dem Bedürfniss des Organismus. In Bezug auf die äussere Athmung zeigt sich dies unmittelbar an den Unterschieden des dyspnoischen und des apnoischen Athmens; in Bezug auf die innere Athmung weisen Versuche von A. Ewald auf eine Regulation durch die Kreislaufsorgane hin. Als derselbe nämlich das arterielle und venöse Blut von Thieren, die im Zustande der Apnoë befindlich waren, verglich, fand er zwar das arterielle Blut fast vollkommen mit Θ gesättigt und dessen $C\Theta_2$-Gehalt vermindert, das Venenblut dagegen war ärmer an Θ als im Normalzustand. Diese Differenz im Θ-Gehalt war aber nicht durch einen erhöhten Θ-Verbrauch bedingt, da dieser während der Apnoë nach Pflüger nicht gesteigert ist, sondern lediglich durch die bedeutende Verminderung der Herzthätigkeit, welche durch die Wirkung des apnoischen Blutes auf dessen regulatorische Centren herbeigeführt wird. Diese Wirkung ist demnach hier eine so bedeutende, dass die Sauerstoffüberladung des Blutes durch dessen verminderte Strömungsgeschwindigkeit mehr als compensirt wird.

Ausser den chemischen Veränderungen des Blutes, welche die gewöhnliche Ursache der Erregung des Athemcentrums sind, können beträchtliche Schwankungen in der physikalischen Beschaffenheit des Blutes wohl eine ähnliche Wirkung äussern. Hierher gehört möglicher Weise die Dyspnoë, welche in Folge starker Temperaturerhöhung des Luftraumes beobachtet wird. Dass dieselbe auf einer directen Reizung des Athemcentrums beruht, erwies Goldstein theils durch ihr Fortbestehen nach Vagusdurchschneidung, theils dadurch, dass er das der medulla oblongata zugeführte Blut für sich erwärmte, während der Athmungsraum kühl blieb; in beiden Fällen stellte sich die Wärmedyspnoë ein *).

*) Legallois, le principe de la vie, 1812. Flourens, recherches sur le système nerveux, 1829. Volkmann, Müller's Archiv 1841. Rach, Königsberger med. Jahrb. 1864. Traube, Beiträge Bd. 1. Thiry, travaux

Die bedeutenden Störungen der Athmung nach der Vagusdurchschneidung sowie die Erscheinungen, welche bei der Reizung der centralen Durchschnittsenden dieser Nerven eintreten, haben alle neueren Beobachter zu der Ansicht geeinigt, dass neben der automatischen eine reflectorische Erregung bei den Athembewegungen wirksam sei. Indem man aber bei den Reizversuchen am Vagus bald Verlangsamung, bald Beschleunigung der Respiration, bei starker Reizung bald Inspirations-, bald Exspirationskrampf beobachtete (Budge, Eckhard, Traube), blieb die nähere Form dieser Reflexwirkung unsicher. Als Rosenthal den Vagusstamm und den Laryngeus sup. vorsichtig isolirte, erhielt er bei der Reizung des Lungenvagus stets Beschleunigung der Athemfolge und durch starke Reizung Inspirationstetanus, bei der Reizung des oberen Kehlkopfnerven dagegen Verlangsamung der Athmung, durch starke Reize Exspirationstetanus. In der That sind diese Resultate, so weit sie den Laryngeus sup. und die starke Reizung des Vagusstammes betreffen, leicht zu bestätigen; dagegen hat schwache Reizung des Lungenvagus nicht immer denselben Effect auf den Athmungsrhythmus. Da nun, wie Burkart und Pflüger nachwiesen, auch im untern Kehlkopfnerven Fasern verlaufen, deren centripetale Reizung exspiratorisch wirkt, so können solche Abweichungen in der unerlässlichen Miterregung dieser Recurrensfasern ihren Grund haben. Zudem aber wird es durch die Versuche von Breuer und Hering wahrscheinlich, dass der Lungenvagus selbst in- und exspiratorische Reflexfasern führt, von denen die ersteren durch das Einsinken, die zweiten durch die Aufblähung der Lunge gereizt werden. Zwar ist der Mechanismus dieser verschiedenartigen Wirkungen noch völlig dunkel; immerhin deuten die betreffenden Beobachtungen auf die auch aus andern Gründen sehr wahrscheinliche Annahme hin, dass bei der normalen Athmung die Triebkräfte, welche In- und Exspiration anregen, beide auf Erregungen beruhen, die in den Bahnen des Lungenvagus geleitet werden. Offenbar stehen die sensibeln Fasern aus den beiden Laryngei nur in Beziehung zu jenen anormalen Athembewegungen des Hustens, wie sie durch Reizung der Kehlkopfschleimhaut ausgelöst werden. Da wir schwerlich voraussetzen können, dass bei der normalen Athmung solche Reizungen der Kehlkopfschleimhaut eine Rolle spielen, so werden wir schon hierdurch auf die Annahme in- und exspiratorischer Reflexfasern im Lungenvagus hingewiesen. Unter dem Einfluss der beim Herzvagus ausgebildeten Hemmungstheorie hat Rosenthal den Laryngeus sup. zugleich als Hemmungsnerven für die Inspiration bezeichnet, eine Bezeichnung, die demnach auch auf die bei der Aufblähung der Lunge gereizten Fasern des Lungenvagus ausgedehnt werden kann, während die andern Fasern desselben als Inspiratoren und zugleich Hemmungsnerven der Exspiration zu betrachten wären. In der That liegt nun aber hier die Hemmungsfunction bereits in der Thatsache eingeschlossen, dass In- und Exspiration auf antagonistischen Muskelwirkungen beruhen. Ist z. B. eine Exspirationserregung stark genug, um eine vorhandene Inspirationserregung zu compensiren, aber nicht hinreichend um

---

de la soc. allem. de Paris, 1865. Rosenthal, die Athembewegungen 1862 und Archiv f. Anat. u. Physiol. 1864, 65, 70. Nasse, med. Centralbl. 1870. Dohmen, Arbeiten des Bonner physiologischen Instituts, 1865. Pflüger, in seinem Archiv Bd. 1. Ewald, ebend. Bd. 7. Goldstein, Würzburger Verhandl. N. F. Bd. 2.

active Exspiration zu verursachen, so erscheint sie als reine Hemmung der Inspiration. In dieser Beziehung bietet also die Athmungsmechanik keine vollständige Analogie mit der Herzinnervation. Anderseits kann man allerdings in ihr insofern das klarste Beispiel einer Hemmungswirkung sehen, als die einander hemmenden Kräfte zugleich in der Gegenwirkung antagonistischer Muskeln zur Aeusserung kommen *).

Künstliche Respiration. Die Abhängigkeit, in welcher die Erregung des Lungenvagus vom Ausdehnungszustande der Lungen steht, bedingt es ohne Zweifel, dass, wenn man die natürliche durch die künstliche Respiration ersetzt, indem man in regelmässigen Zeiträumen Luft in die Lunge bläst, sehr bald die Bewegung der Respirationsmuskeln dem Rhythmus der Einblasungen sich anpasst. In physiologischen Versuchen wird die künstliche Respiration dann gewählt, wenn durch Curare die willkürlichen Muskeln gelähmt sind (vgl. z. B. S. 322) und doch das Leben erhalten werden soll, oder wenn man durch Regulirung der Lungenventilation willkürlich die Zustände der Dyspnoë, Eupnoë und Apnoë hervorrufen will. In ersterer Beziehung ist die künstliche Respiration, seit Traube sie im Verein mit der Curarevergiftung zuerst in die Hämodynamik einführte, ein äusserst wichtiges Hülfsmittel der Experimentalphysiologie geworden, das den Einfluss der wechselnden Athmungsmechanik vollständig zu eliminiren gestattet. Die Methode zur Einleitung der künstlichen Respiration bei Thieren ist folgende: Man legt eine Luftröhrenfistel an und bindet in die Luftröhre eine Canüle, die in ein Rohr übergeht. An dem Rohr befindet sich möglichst nahe der Luftröhre eine kleine Seitenöffnung, aus welcher die Exspirationsluft ausströmen kann; am Ende des Rohrs befindet sich ein Blasebalg, dessen Bewegungen eine Excursion von bestimmter Grösse gestattet ist; die Einblasungen regulirt man nach den Schlägen eines Metronoms. Besser noch ist es statt des gewöhnlichen Blasebalgs einen Blasetisch anzuwenden und das Zuströmen der Inspirationsluft durch einen Hahn, dessen Oeffnungsweite variirt werden kann, zu reguliren. Nicht zweckmässig ist wegen der damit gesetzten Widerstände die Anwendung von Ventilen. Bei nicht gelähmten Thieren kann man auch durch rhythmische Reizung des nervus phrenicus eine künstliche Respiration in Gang setzen.

Irrespirable Gase. Alle durch Blutveränderung oder durch directe Einwirkung auf das Athemcentrum die Respiration störenden Gase lassen sich in folgende Classen bringen: 1) Gase, welche nur durch Verdrängung des Θ aus dem Athmungsraum wirken: N, H (negativ schädliche Gase). 2) Gase, welche durch Austreibung des Hämoglobinsauerstoffs ($C\Theta$, $N\Theta$) oder durch tiefergreifende chemische Zersetzungen des Blutes (Cl, HCl, H_2S, $S\Theta_2$, $N\Theta_2$, NH_3) Asphyxie hervorbringen; die letztgenannten Gase wirken zugleich reizend auf die Kehlkopfschleimhaut und erzeugen daher Exspirationskrämpfe. 3) Gase, welche durch directe Einwirkung auf das nervöse Athemcentrum den Tod herbeiführen (CNH, $C\Theta_2$, $N_2\Theta$, C_2H_4, vielleicht auch Nebenwirkung bei $C\Theta$ und $N\Theta$): diese Gase bewirken zuerst Inspirationskrämpfe (im Gegensatz zu den reizenden Gasen der zweiten Gruppe), dann Lähmung der Respiration. Den Gasen dieser Gruppe

---

*) Rosenthal, Bemerkungen über die Thätigkeit der automatischen Nervencentren, 1875. Burkart, Pflüger's Archiv, Bd. 1. Hering, Wiener Sitzungsber. Bd. 57.

gleicht das Nicotin in seiner Wirkung auf das Athemcentrum. Näheres über die Wirkung giftiger Gase vergl. in den toxikologischen Handbüchern.

Aeussere Formen der Dyspnoë. Es gibt zwei Reihen äusserer Ursachen, welche Dyspnoë hervorbringen können, und in beiden Fällen zeigt die letztere verschiedene Symptome: 1) Mechanische Hindernisse innerhalb der Luftwege, z. B. Verengerung der Trachea, Lähmung des Kehlkopfs (in Folge von Durchschneidung der unteren Kehlkopfnerven), oder der Inspirationsmuskeln, Pneumothorax; in diesem Fall äussert sich die Dyspnoë in der Regel in verlangsamter Respiration, wobei aber die Intensität jeder einzelnen Athmung bedeutend verstärkt ist. 2) Veränderungen der Athmungsluft oder des Blutes, wodurch das Bedürfniss nach Ventilation der Lunge gesteigert ist: hier äussert sich die Dyspnoë in frequenterer Respiration, wobei häufig die Intensität der einzelnen Athmungen verringert ist, doch kann dieselbe auch verstärkt sein. Die erste Form des dyspnoischen Athmens kann darin ihren Grund haben, dass in Folge der Widerstände ein grösserer Kraft- und Zeitaufwand erforderlich ist, bis die Lunge diejenige Ausdehnung erreicht hat, bei welcher der von ihr ausgehende Exspirationsreflex wirksam wird. Die zweite Form, in welcher gewöhnlich der Lufthunger sich äussert, wird auf den verstärkten Athmungstonus zurückzuführen sein, welchen das veränderte Blut bewirkt. Das dyspnoische Athmen, welches nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung beobachtet wird, gehört der ersten Form an. Nach den bis jetzt über die Innervation der Athmung bekannten Thatsachen wird man in diesem Fall den Grund des veränderten Athmungsrhythmus zunächst in dem Hinwegfallen des gewöhnlichen, durch den Lungenvagus geleisteten In- und Exspirationsreflexes zu sehen haben, wodurch die vom Blute direct ausgeübte Erregung zu grösserer Intensität ansteigen muss, bis sie eine Wirkung hervorbringt; nebenbei wirkt die durch die mitdurchschnittenen Recurrensfasern hervorgerufene Kehlkopflähmung als Athmungshinderniss. Man sieht daher bei Kaninchen die Respiration wieder etwas frequenter werden, wenn man sie durch eine Trachealfistel athmen lässt.

Modificirte Athembewegungen. Mehrere in die Breite des physiologischen Vorkommens fallende anormale Bewegungen, wie das Husten, Niesen, Lachen, Weinen, erklären sich aus einer durch bestimmte Reflexreize verursachten Störung der Athmungsinnervation. Husten wird meist durch mässige Reizungen der Luftwege (Kehlkopf, Trachea und Bronchien) herbeigeführt. Ausserdem kann er nach Kohts durch Reizung der Pleura, des Oesophagus, des äussern Gehörgangs, sowie der centralen Enden des Laryngeus sup., Vagus und Pharyngeus entstehen. Zunächst wird in Folge der Laryngeusreizung die Inspiration gehemmt, dadurch wächst die Einwirkung der erregenden Kräfte auf das Athemcentrum so lange, bis dieselben die Hemmung durchbrechen: es entsteht nun eine tiefe Inspiration, der dann eine heftige Ausathmung, der gleichzeitige Effect der fortgesetzten Laryngeusreizung und der Lungenausdehnung, nachfolgt; bei dieser Ausathmung wird die Luft stossweise durch die reflectorisch contrahirte Stimmritze getrieben. Aehnlich ist die Folge der Erscheinungen beim Niesen, das als Reflex auf Reizungen der Nasenschleimhaut sich einstellt. Bei den andern, in der Regel durch psychische Einflüsse veranlassten anormalen Athembewegungen, dem Lachen, Weinen, Schluchzen, Gähnen, Seufzen, sind die Bewegungen des Zwerchfells vorzugsweise bestimmend. Bald folgen hierbei auf kurze Inspiration oder Athmungsstillstand mehrere Exspirationsstösse (Lachen), bald auf eine tiefe

Inspiration kurze Exspirationen (Weinen, Schluchzen), bald auf eine tiefe Einathmung eine ebensolche Ausathmung (Gähnen, Seufzen). Die nähere Form dieser Bewegungen ist Jedem hinreichend aus der Selbstbeobachtung geläufig *).

Pathologische Veränderungen der Lungen nach der Vagusdurchscheidung. In dem Lungengewebe treten nach der Durchschneidung beider Vagi pathologische Veränderungen auf, welche höchst wahrscheinlich den ausnahmslos erfolgenden Tod der Thiere veranlassen. Diese Veränderungen sind doppelter Art: die eine besteht in einem Einsinken der Lunge (atelectasis pulmonum), das stets nur kleine beschränkte Flecke des Parenchyms, aber über die ganze Lunge verbreitet, trifft, und das mit einer Blutüberfüllung dieser Flecke verbunden ist, daher es von Schiff als neuroparalytische Hyperämie bezeichnet wurde; die andere Veränderung besteht in einer Entzündung und Exsudation, von der gewöhnlich nur die oberen Lappen nahe den Einmündungsstellen der Bronchien betroffen werden. Die Ursache der ersten Veränderung ist noch unbekannt; die Ursache der zweiten liegt wahrscheinlich immer in fremden Körpern (Mundflüssigkeiten oder Speisemassen), welche durch die gelähmten Luftwege eindringen. Blosse Recurrensdurchschneidung bewirkt daher die letztere, nicht aber die erste Veränderung. Wird nur ein Vagus durchschnitten, so sind die Functionsstörungen viel unbeträchtlicher, und die Thiere können am Leben bleiben. Durchschneidung eines Recurrens wird regelmässig ohne Nachtheil ertragen **).

V. Die Ausscheidungen.

In den Ausscheidungen verlassen den Organismus die aus der Zersetzung der Gewebe und Blutbestandtheile hervorgehenden Stoffe. Im Allgemeinen sind die letzteren, wie aus der ganzen Richtung des Stoff- und Kraftwechsels der Thiere hervorgeht, Verbrennungsproducte, deren Erzeugung einen Maassstab für die Kraftleistung des Thierkörpers abgibt. Einen Theil der Ausscheidungen, die gasförmigen nämlich, haben wir wegen ihrer nahen Beziehung zur respiratorischen Sauerstoffaufnahme bereits in der Physiologie der Athmung betrachtet. Hier bleiben uns daher die flüssigen und festen Ausscheidungen, welche wesentlich auf drei Wegen den Organismus verlassen: durch die Nieren, durch den Darm, ausserdem in gewissen Zuständen und Entwicklungsperioden des Säugethierkörpers durch die Milchdrüsen. Mittelst der Ausscheidungen erhält sich der Organismus im Gleichgewicht seiner Zusammensetzung; ihre Untersuchung

---

*) Kohts, Virchow's Archiv Bd. 60.

**) Schiff, Archiv für physiol. Heilk., 6. Jahrg. Wundt, Müller's Archiv 1855. Arnsperger, Archiv für path. Anatomie, Bd. 9. Genzmer, Pflüger's Archiv Bd. 8.

liefert daher mit Berücksichtigung der durch die Nahrung zugeführten Ersatzstoffe das Material zur Feststellung der allgemeinen Bedingungen des Gleichgewichts zwischen Einnahmen und Ausgaben oder der allgemeinen Statik des Stoffwechsels. Wir handeln somit:

1) von der Milchabsonderung, die wir ihrer von den übrigen Ausscheidungen wesentlich abweichenden Bedeutung wegen voranstellen,
2) von der Harnabsonderung,
3) von den Darmausscheidungen, und
4) von der allgemeinen Statik des Stoffwechsels.

Alle Ausscheidungen oder Excrete sind zugleich Absonderungen oder Secrete. Der letztere Begriff umfasst aber noch eine grosse Zahl thierischer Säfte, welche theils überhaupt nicht unmittelbar nach aussen abgegeben werden, wie die Lymphabsonderung und die serösen Transsudate, theils nur theilweise und erst, nachdem sie noch bestimmte Functionen im Organismus erfüllt haben, in die Ausscheidungen übergehen, so die zur Bildung der Darmausscheidungen wesentlich beitragenden Absonderungen im Darmcanal. Alle diese intermediären Ausscheidungen (S. 149) sind bei den betreffenden Functionen schon erörtert worden (s. Physiologie der Verdauung und Aufsaugung). Diejenigen definitiven Ausscheidungen endlich, welche zu den Geschlechtsfunctionen in Beziehung stehen, werden in der Physiologie der Zeugung zur Sprache kommen.

1. Die Milchabsonderung.

§. 81. Physikalische Eigenschaften und chemische Bestandtheile der Milch.

Die Milch ist das Secret der Brust- oder Milchdrüsen, welches, da diese Drüsen beim männlichen Geschlechte verkümmern, in der Regel nur von den Drüsen des Weibes, und auch von diesen bloss in der Zeit während der Schwangerschaft und nach der Geburt, abgesondert wird. Die Brustdrüse ist ein Aggregat traubenförmiger Drüsen, die in den Endbläschen von einem polygonalen, in den grösseren Gängen von einem cylindrischen Epithel ausgekleidet sind. Jede einzelne Drüse mündet mit einem Gang, der sich zuvor zu einem kleinen Säckchen erweitert, auf der Brustwarze, welche letztere durch glatte Muskelfasern contractil ist. Die Milch ist gleich dem Blute eine Emulsion, d. h. sie enthält eine Menge körperlicher Elemente in einer Flüssigkeit suspendirt, sie ist daher wie das Blut undurchsichtig, aber, da die Flüssigkeit und die in ihr suspendirten Elemente ungefärbt sind, so erscheint sie (ähnlich einer Oelemulsion) in weisser Farbe. Das specifische Gewicht der Milch steht wenig über demjenigen des Wassers, es schwankt zwischen 1,018 und 1,045.

Die in der Milch vorkommenden Formelemente sind die Milchkügelchen und die Colostrumkörper. Die Milchkügelchen sind von sehr wechselnder Grösse, im Mittel haben sie einen Durchmesser von $^1/_{120}$ Mm., doch kommen auch feinste, kaum messbare Molecularkörnchen vor, die in ihrer Beschaffenheit von den Milchkügelchen nicht wesentlich abweichen. Beide sind Fetttröpfchen, die von einer verdichteten Eiweisshülle (Haptogenmembran) umgeben sind. Die Colostrumkörper sind grössere Gebilde bis zu $^1/_{20}$ Mm. Durchmesser. Oft erscheinen dieselben bloss als Conglomerate von Fettkügelchen, oft aber lassen sie ausserdem eine Hülle und einen Kern erkennen. Sie finden sich besonders reichlich bis zum 3.—4. Tag nach der Geburt, später verschwinden sie. Die Colostrumkörper sind nichts anderes als die abgestossenen Epithelzellen der Drüsenbläschen, die in verschiedenen Stadien der Verfettung und des Verfalls begriffen stehen. Die Milchkügelchen dagegen sind aus dem Zerfall der Colostrumkörper hervorgegangene Fetttröpfchen.

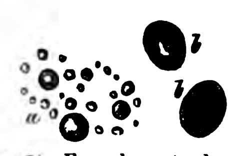


Fig. 74. Formelemente der Milch: a Milchkügelchen, b Colostrumkörper.

Die Milch hat eine bald alkalische, bald neutrale, bald schwach saure Reaction. Letztere trifft man namentlich in der Milch der Fleischfresser an, sie rührt ohne Zweifel von freier Milchsäure her. Die constanten Bestandtheile der Milch sind: Wasser, Caseïn, Albumin, Lecithin, Nucleïn, Milchzucker, Fette, Extractivstoffe (darunter Spuren von Harnstoff) und Salze, ausserdem enthält sie stets nicht unbeträchtliche Mengen von Kohlensäure, geringere Mengen Stickstoff und Sauerstoff absorbirt. Unter den festen Bestandtheilen sind Caseïn und Milchzucker die wichtigsten. Das Caseïn ist ein dem Alkalialbuminat verwandter, vielleicht mit ihm identischer Eiweisskörper, welches sich aber dadurch von dem gewöhnlichen Alkalialbuminat unterscheidet, dass es erst bei stärkerem Ansäuern oder längerem Kochen sich ausscheidet. Ausserdem wird es durch Fermente, sowohl durch Pepsin wie durch das im Labmagen des Kalbes wahrscheinlich erst nach dem Tode sich bildende Käseferment, zur Gerinnung gebracht; freie Säure begünstigt diese Gerinnung, ist aber nicht ihre eigentliche Ursache (Hammarsten). Durch ein davon verschiedenes Ferment, welches ebenfalls in der Magenschleimhaut, ausserdem aber, wie es scheint, schon in der frischen Milch in geringer Menge vorkommt und sich beim Stehen derselben rasch vermehrt, wird der Milchzucker durch Spaltung in Milchsäure übergeführt. Spuren von Milchsäure scheinen zuweilen schon in der frischen Milch vorhanden zu sein und dann die schwach saure Reaction derselben zu bedingen. Die Fette der Milch sind die gewöhnlichen, Stearin, Palmitin und Oleïn, ausserdem die Glyceride der Caprin-, Capryl-, Capron- und Buttersäure, letztere entstehen in grösserer Menge erst in der stehenden Milch durch die Spaltung und Oxydation der gewöhnlichen Fette (S. 65).

Die Zusammensetzung der Milch ändert sich ziemlich beträchtlich.

Die während der Schwangerschaft erzeugte, das Colostrum, enthält mehr Wasser und weniger feste Stoffe, unter diesen namentlich auch weniger Milchzucker, wenig oder gar kein Caseïn, dafür mehr Albumin, ebenso nimmt der Gehalt an Fetten später zu. Mit dem Auftreten des Caseïns verschwindet das Albumin fast gänzlich aus der Milch, doch sind Spuren davon immer in ihr nachweisbar.

Folgendes ist die Zusammensetzung der menschlichen Milch im Mittel aus 89 Analysen von Vernois und Becquerel.

Wasser	88,90	Proc.
Feste Stoffe	16,31	„
Caseïn (nebst Albumin) .	3,92	„
Butter	2,66	„
Milchzucker	2,36	„
Salze	0,13	„

An Gasen fand Pflüger 7,6 Proc. CO_2, 0,7 N und 10 O. Die CO_2 kann vollständig oder nahezu vollständig durch Auspumpen erhalten werden, alle Gase sind also bloss im absorbirten Zustand. Wird die Milch der Luft ausgesetzt, so gibt sie Kohlensäure ab und nimmt Sauerstoff auf, sie nimmt daher an Gewicht ab, indem sich die Zucker- und Fettmenge vermindert. Wahrscheinlich sind diese Erscheinungen dem Stoffwechsel der stets in der Milch befindlichen Fermentorganismen zuzuschreiben. Unter den Salzen überwiegen Chlorkalium und überhaupt Kalisalze gegenüber den Natronsalzen; ebenso sind in der Milchasche ziemliche Mengen von Phosphorsäure und von Kalk enthalten. In der Zusammensetzung nähert sich also die Milchasche der Asche der Blutkörper. Die Frauenmilch reagirt alkalisch, die Kuhmilch meist schwach sauer, stärker sauer die Milch der Hunde und anderer Fleischfresser. Zur Scheidung des Milchserums von den Milchkügelchen lässt man entweder die Milch unter Zuhülfenahme des luftverdünnten Raumes (nach Bunsen's Filtrirmethode) durch eine Thonzelle diffundiren (Zahn), oder man unterwirft sie der Dialyse durch sorgfältig bereitetes Pergamentpapier (Alex. Schmidt). Man erhält so ein vollkommen klares Diffusat, welches nach der ersten Methode alle Bestandtheile mit Ausnahme der Fette und des Caseïns enthält, also Albumin, Milchzucker, Milchsäure und Extractivstoffe, nach der zweiten Methode bleibt auch das Albumin zurück, während namentlich der Milchzucker und die Salze durch das Pergamentpapier diffundiren. Das Lactalbumin gleicht in seinem Verhalten vollständig dem Serumalbumin (S. 272), es wird wie dieses beim Erhitzen des klaren Milchserums in Flocken gefällt, seine Menge schwankt nach Zahn zwischen 0,108 und 1.450 Proc. Das Caseïn ist an freies Kali gebunden, daher durch Sättigung des letzteren mit freier Säure seine Fällung begünstigt wird. In der Regel erfolgt aber diese Fällung, wie Hammarsten gefunden hat, nicht durch die Säure allein, sondern durch ein Ferment, welches im Labmagen der Kälber neben Pepsin und Milchzuckerferment entsteht. Doch kann, wie es scheint, auch durch Säuren allein, wenn sie in zureichender Menge zu einer Caseïnlösung gesetzt werden, eine Gerinnung bewirkt werden, da Hammarsten im Magen junger Hunde Caseïngerinnsel fand, während doch weder Pepsin noch Käseferment in demselben nachgewiesen werden konnte. Das letztere Ferment ist im lebenden Magensaft

überhaupt nicht enthalten; in diesem ist es daher wahrscheinlich neben der Säure das Pepsin, welches die Gerinnung bewirkt. In der That hat dasselbe eine ähnliche, aber schwächere Wirkung auf Caseïnlösungen, wie das im todten Labmagen entstehende Käseferment. Uebrigens soll nach Béchamp selbst solche Milch, die man unter Vermeidung eines jeden Luftzutritts aufgesammelt hat, nach mehreren Tagen gerinnen, daher er vermuthet, dass die Milch schon innerhalb der Brustdrüse ein (wahrscheinlich organisirtes) Gerinnungsferment enthalte, ähnlich wie auch das Ferment der Milchsäurebildung schon in der frischen Milch enthalten zu sein scheint. Der Unterschied des Milchcaseïns vom künstlichen Kalialbuminat, welches letztere schon in der Kälte und bei eben erreichter Neutralisation gefällt wird, hat vielleicht seinen Grund in dem Gehalt der Milch an $P\Theta_4HK_2$, welches K an die freie Säure abgibt und dadurch in saures $P\Theta_4H_2K$ übergeht, in welchem Kalialbuminat löslich ist: wird aber diese Lösung erwärmt, so verbindet sich letzteres Salz mit dem freien K des Caseïns wieder zu basischem Salz, und das Caseïn fällt nieder. Als weitere Unterschiede des Caseïns von dem Kalialbuminat hat man angegeben, dass das letztere durch eine Thonzelle diffundirt, das erstere nicht, und auf Zusatz kohlensaurer Alkalien das Milchcaseïn, nicht aber das künstliche Kalialbuminat beim Erhitzen gerinnt (Zahn). Diese Unterschiede reichen aber nicht zu, um eine specifische Verschiedenheit beider Körper annehmen zu lassen, da sie leicht auf den das Caseïn in der Milch begleitenden Bestandtheilen beruhen können. So kann die schwere Diffundirbarkeit des Caseïns in dem Umstande ihren Grund haben, dass die Milch eine Emulsion ist, in welcher gerade das Caseïn als emulsirender Körper zu wirken und auf diese Weise mechanisch an die Fette gebunden zu sein scheint, ob nun dies mehr durch wirkliche Haptogenmembranen oder, wie Kehrer aus dem Entstehen körniger Niederschläge zwischen den Milchkügelchen beim Ansäuren schliesst, durch den zähflüssigen, schleimähnlichen Aggregatzustand des Caseïns geschehen mag. Ausserdem haftet dem Caseïn immer eine phosphorhaltige Substanz, wahrscheinlich Lecithin oder Nucleïn, an (vgl. S. 53). Auf welchen chemischen Vorgängen die Coagulation des Caseïns beruhe, ist noch unbekannt. Da der niedergeschlagene Käsestoff nur zum Theil in Alkalien leicht löslich ist, so vermuthet Hammarsten, die Fällung beruhe auf einer Spaltung, bei der ein leichter und ein schwerer löslicher Eiweisskörper gebildet werde, welchem letzteren Nucleïn anzuhaften scheint. Der in Alkalien gelöste Caseïnniederschlag hat selbst nach der Ansäuerung die Eigenschaft verloren durch Labferment gefällt zu werden, er gewinnt aber nach Hammarsten diese Eigenschaft wieder durch Kalkzusatz. Es ist daher zu vermuthen, dass die Kalksalze der Milch bei der Caseïngerinnung wesentlich betheiligt sind; vielleicht ist der geronnene Körper selbst eine Kalkverbindung. Endlich zeigt nach Alex. Schmidt das geronnene Caseïn beträchtliche Unterschiede in seinen Eigenschaften, je nachdem es durch blossen Säurezusatz zur Milch oder aber durch Käseferment gefällt worden ist. Das durch Säure oder auch durch spontane Gerinnung der Milch niedergeschlagene Caseïn ist nämlich schon in verdünnter $Na_2\Theta$-Lösung, das durch Lab geronnene Caseïn aber nur in concentrirten Alkalien und Säuren löslich; ebenso ist das bei höherer Temperatur geronnene Caseïn schwerer löslich. Nach der Ausfällung des Albumins und Caseïns durch Kochen mit $\bar{A}$ findet man in dem klaren Filtrat noch einen Eiweisskörper, der durch Hitze nicht coagulirt und durch concentrirte Mineralsäuren und die meisten Metallsalze nicht gefällt

wird, aber die Millon'sche Reaction zeigt (Lactoproteïn, Millon und Commaille); vielleicht ist dieser Körper Pepton, welches möglicher Weise erst beim Kochen aus den andern Eiweisskörpern sich abspaltet (s. S. 218). Der Milchzucker ($C_{12}H_{22}O_{11}$), die der Säugethiermilch specifisch eigenthümliche Zuckerart, krystallisirt aus dem nach Ausfällung der Eiweisskörper erhaltenen Filtrat in rhombischen Prismen; die auf S. 62 verzeichneten Zuckerproben treten bei ihm langsamer ein als beim Traubenzucker, von dem er sich überdies dadurch unterscheidet, dass er erst nach langer Behandlung mit Hefe etwas Alkohol, mit Käseferment aber sehr rasch Milchsäure liefert. Die letztere ($C_3H_6O_3$, Gährungsmilchsäure S. 66) ist um so reichlicher in der Milch anzutreffen, je länger dieselbe gestanden hat; bringt man in die von den Albuminaten abfiltrirte Molke etwas metallisches Zink, so lagern auf demselben sehr bald strahlige Krystalldrusen von milchsaurem Zink sich ab. Dass auch der Gehalt an den Glyceriden der flüchtigen Fettsäuren beim Stehen der Milch zunimmt, lässt sich leicht nachweisen, indem man einerseits aus frischer, anderseits aus gestandener Milch nach Versetzung mit etwas SO_4H_2 ein Destillat herstellt; je länger die Milch gestanden hat, um so mehr zeigt das Destillat den charakteristischen Geruch nach flüchtigen Fettsäuren. Die Milchfette zeigen die allgemeinen Eigenschaften des thierischen Fettes (S. 63). Schüttelt man die Milch ohne weitere Behandlung mit Aether, so nimmt dieser weniger Fett auf, als wenn man zuvor etwas Alkali zugesetzt hat, wahrscheinlich weil letzteres das Caseïn löst und die Haptogenmembranen theilweise zerstört *).

Die Veränderungen, welche die Milch während der Schwangerschaft und der Säugeperiode erfährt, bestehen nach Vernois und Becquerel im Wesentlichen darin, dass das Caseïn und die Fette ungefähr bis zum 2. Monat nach der Geburt zunehmen, während gleichzeitig der Zucker an Menge abnimmt. Das Caseïn bleibt dann bis zum 10., das Fett bis zum 5. und der Zucker bis zum 8. Monat ziemlich constant. Vom 10. Monat nimmt das Caseïn, vom 5. das Fett ab, und vom 8. bis zum 10. Monat nimmt der Zucker wieder zu. Ueber den Einfluss der Tageszeiten wurden an Thieren, namentlich an Kühen und Ziegen, Beobachtungen angestellt. Bei diesen ist der Buttergehalt der Abendmilch nahezu um das Doppelte grösser als derjenige der Morgenmilch, während der Gehalt an Albuminaten fast ungeändert bleibt. Die einzelnen Portionen der bei einer einmaligen Entleerung erhaltenen Milch sind verschieden zusammengesetzt, indem die letzten reicher an Fett und Albumin, ärmer an Caseïn zu sein pflegen. Auch reagiren bei der Kuhmilch nur die ersten Portionen sauer, die späteren alkalisch **).

Die physiologische Milchanalyse hat hauptsächlich den Gehalt an Caseïn, Albumin, Fetten und Milchzucker in Rücksicht zu ziehen. Caseïn und

---

*) Zahn, Pflüger's Archiv Bd. 2. Pflüger, ebend. Dähnhardt, ebend. Bd. 3. Kehrer, Archiv f. Gynäkol. Bd. 2. Béchamp, compt. rend. t. 76. Hammarsten, physiolog. Jahresber. von Hofmann und Schwalbe, 1873—75. A. Schmidt, Pflüger's Archiv Bd. 8 und 11.

**) Donné, du lait, 1836. Scherer, Art. Milch in Wagner's Handwörterb. Bd. 2. Vernois et Becquerel, du lait chez la femme, 1853. Hoppe, Virchow's Archiv Bd. 17.

Fett bestimmt man am zweckmässigsten nach Hoppe's Methode durch Verdünuen der Milch auf das 20fache ihres Volums, Hinzutropfen verdünnter Essigsäure, bis eben ein Niederschlag entsteht und sodann Durchleiten von CO_2: durch das gefällte Caseïn wird das Fett mit niedergerissen, welches durch Extraction des getrockneten Niederschlags mit Aether entfernt und entweder unmittelbar durch Verdunsten dieses Aetherextractes oder besser in einer besonderen mit Gypspulver eingedampften Milchportion durch Extrahiren mit Aether bestimmt wird. Aus dem klaren Filtrat vom Caseïn- und Fettniederschlag kann durch Coaguliren in der Kochhitze das Albumin gewonnen, in der auch vom letzteren befreiten Flüssigkeit endlich mittelst der in §. 84 für den Harnzucker angegebenen Methoden der Milchzuckergehalt ermittelt werden. Einen approximativen Maassstab für den Gehalt an festen Bestandtheilen gibt das spec. Gewicht, für den Fettgehalt die Durchsichtigkeit der verdünnten Milch (Vogel's Milchprobe) *).

§. 82. Bildung und Absonderung der Milch.

Die Grösse der Milchabsonderung ist von der Periode der Schwangerschaft und des Säugens, von der Menge und Häufigkeit der Entleerung und von der Nahrung abhängig. Sie nimmt bis zu einem gewissen Zeitpunkt (bei Kühen bis zu 1 Monat) nach der Geburt zu und von hier an wieder ab. Sie wird unterdrückt, wenn die Milch nicht mehr entleert wird, umgekehrt scheint häufige Entleerung die Absonderung zu vergrössern. Durch reichliche Nahrung wird die Menge der Milch gesteigert. Unter den Nahrungsstoffen sind es nach Stohmann's Versuchen an Thieren namentlich die Eiweissstoffe und das Wasser, welche die Absonderung vermehren, während die Fette eine geringere Wirkung äussern. Uebrigens kann die Art der Ernährung in weiten Grenzen schwanken, ohne dass die Absonderung davon erheblich berührt wird, indem diese zunächst offenbar durch die Entwicklung der Brustdrüsen und erst in zweiter Linie durch jene Veränderungen bedingt ist, welche das circulirende Blut in Folge der Ernährung erfährt.

Die wesentlichsten Bestandtheile der Milch sind im Blute theils gar nicht (Milchzucker, Caseïn), theils in ungleich geringerer Menge enthalten (die Fette), sie müssen daher in der Milchdrüse gebildet werden. Dass unter diesen Bestandtheilen das Caseïn aus dem Albumin hervorgeht, lehren die Versuche von Kemmerich, welcher noch in der secernirten Milch eine Erhöhung des Caseïn- auf Kosten des Albumingehaltes nachweisen konnte. Diese Umwandlung scheint auf einem fermentativen Spaltungsprocess zu beruhen. Verschiedene fermenthaltige Flüssigkeit, wie Speichel, neutralisirter Magensaft u. dergl., erzeugen nämlich nach J. C. Lehmann, wenn man sie auf Serum- oder Eialbumin während längerer Zeit einwirken lässt, einen caseïnähnlichen Körper, und aus der Milchdrüse selbst

*) Näheres über die Ausführung dieser Untersuchungen s. in Gorup-Besanez' zoochemischer Analyse, 3. Aufl. S. 315 u. f.

konnte Dähnhardt durch Glycerinextraction (s. S. 211, 216) ein ähnlich wirkendes Ferment gewinnen. Die Milchfette gehen, wie schon die mikroskopische Untersuchung der Drüse und ihrer abgestossenen Secretionszellen, der Colostrumkörper, wahrscheinlich macht, und wie die unten zu besprechende Beziehung des Fettgehaltes zur Nahrung noch weiter bestätigt, aus einem Zerfall des protoplasmatischen Eiweisses der Drüsenzellen hervor, wobei die N-haltigen Spaltungsproducte, die hierbei neben den Fetten entstehen, wahrscheinlich vermöge ihrer grösseren Diffusionsfähigkeit durch den Blut- und Lymphstrom zum grössten Theile entfernt und dann durch andere Secrete, namentlich den Harn, augeschieden werden. Am dunkelsten ist noch die Entstehung des Milchzuckers. Ob auch seine Quelle in der Spaltung von Eiweissstoffen liegt, analog der Glykogenbereitung in der Leber, oder ob im Blut zugeführte Kohlehydrate (Glykogen, Traubenzucker) durch einen unbekannten, bis jetzt ausserhalb der Milchdrüse nicht nachgeahmten Process in dieser in Milchzucker transformirt werden, ist nicht mit Sicherheit entschieden. Bemerkenswerth ist endlich, dass die unverbrennlichen Bestandtheile der Milch, im Gegensatz zu allen andern Secreten, nicht der Serumasche, sondern durch ihren Gehalt an Kalisalzen und Phosphaten der Asche der Blutkörper und der Gewebe entsprechen. Dies findet darin seine Erklärung, dass die Milchbildung am weitesten von den Vorgängen der blossen Transsudation sich entfernt, indem sie wesentlich aus dem Zerfall der Drüsenzellen selbst hervorgeht. Gerade durch diese Eigenschaft, vermöge deren sie gleichsam ein verflüssigtes Gewebe darstellt, gewinnt die Milch ihre hohe Bedeutung als Nahrungsmittel.

Auf die Zusammensetzung der Milch ist, abgesehen von den schon in §. 81 berührten Verhältnissen der Lactationsperiode, welche auf die verschiedenen Zustände des secernirenden Gewebes zurückzuführen sind, hauptsächlich die Nahrungszufuhr von Einfluss. Gänzliche Nahrungsentziehung beschränkt die Absonderung, obgleich nicht in so hohem Grade wie bei andern Secreten, offenbar weil der Zerfall der Drüsenzellen zunächst durch die Nahrungsentziehung nicht wesentlich alterirt wird; bei reiner Zucker- oder Stärkefütterung verhält sich die Secretion wie im Hunger (Voit). Anderseits wird sie am bedeutendsten durch Fleischnahrung gesteigert, und zwar vermehrt die letztere vorzugsweise die Bildung der Milchfette, während Fettzusatz zum Fleische hierin keine merkliche Aenderung hervorbringt (Ssubotin, Stohmann); erst bei übermässiger Fettzufuhr nimmt auch der Fettgehalt der Milch zu (Voit).

Die Zunahme des Caseïns in der stehenden Milch auf Kosten des Albumins erwies Kemmerich, indem er frisch entleerte Milch in zwei Portionen theilte und die eine sogleich, die andere erst nach längerer Digestion bei Bluttemperatur analysirte; wurde die Digestion längere Zeit fortgesetzt, so nahm ausser dem Albumin auch das Caseïn wieder ab, ohne Zweifel in Folge jener Zersetzung, deren äusseres Symptom die oben erwähnte $ӨΘ_2$-Entwicklung ist. So fand sich:

	in frischer Milch	nach 3 Stunden	nach 6 Stunden
Caseïn	7,240	7,450	7,344
Albumin	14,540	14,274	14,080.

Die zuletzt entleerte Milch, welche am caseïnärmsten und albuminreichsten ist, zeigt die Erscheinung am stärksten, offenbar weil in der andern der Process schon theilweise innerhalb der Brustdrüse sich vollendet hat. Dass der Fettgehalt in der stehenden Milch und im Käse auf Kosten des Caseïns zunimmt, hat bereits Hoppe bemerkt; diese Veränderung ist aber durch die Vegetation von Pilzsporen bedingt, welche schon in der frisch entleerten Milch sich finden; sie bleibt daher aus, wenn man durch Erhitzen auf 100° die Sporen zerstört. In einem späteren Stadium nehmen auch die Milchfette der stehenden Milch wieder ab, indem sich auf ihre Kosten CO_2 und flüchtige Fettsäuren entwickeln. Der Milchzucker nimmt endlich von Anfang an ab, indem er durch das in jeder Milch enthaltene Milchsäureferment (Fig. 9 S. 100) sich in Milchsäure spaltet. Zahn vermuthet, dass mit dieser Milchsäurebildung auch die Caseïnbildung zusammenhänge, aber die Beobachtung von Dähnhardt, dass sich ein Caseïnferment durch Glycerin aus der Drüse extrahiren lässt, weist auf einen besonderen nichtorganisirten Fermentkörper hin. Auch die Untersuchungen Danilewsky's über die Beziehungen des Caseïns zum Albumin lassen eine solche Spaltung des letzteren plausibel erscheinen. Schon Mulder fand nämlich, dass sich bei der Herstellung des künstlichen Kalialbuminats H_2S entwickelt, ebenso ist das natürliche Caseïn S-ärmer als Albumin: in dem letzteren aber ist ein Theil des S fester, ein anderer nur lose gebunden; bei der Entstehung des Caseïns spaltet nun dieser lose gebundene S sich ab, wahrscheinlich indem gleichzeitig die complexere Moleculargruppe des Albumin in einfachere (Caseïn) zerfällt, eine Spaltung, welche demnach, wie es scheint, entweder durch Einwirkung kaustischer Alkalien (künstliches Kalialbuminat) oder durch Fermente (natürliche Caseïnbildung) bewirkt werden kann.

Hinsichtlich des Einflusses der Nahrung auf die Zusammensetzung der Milch ergaben die Versuche von Ssubotin folgende Procentgehalte:

	Hunger	Fleisch-	Kartoffel-	Fettfütterung
Albumin	19,3 } 40,2	17,4 } 40,3	23,0 } 47,9	18,6 } 44,5
Caseïn	20,9	22,9	24,9	25,9
Fett	47,8	46,8	29,3	44,3
Zucker	10,0	11,0	20,0	9,4
Salze und Extracte	2,0	1,9	2,8	1,8.

Demnach ist bei animalischer Nahrung die Gesammtmenge fester Bestandtheile, noch mehr aber die Fettmenge vergrössert, so dass der Procentgehalt an Albuminaten bei Fett- oder vegetabilischem Futter höher steht. Das Fett ist am meisten bei letzterem, der Zucker beim Fettfutter vermindert. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangten Voit und Stohmann. Die Stoffwechselversuche des letzteren ergaben, dass die Menge des umgesetzten Eiweisses in allen Fällen genügte, um den Fettgehalt der Milch zu decken; anders war dies beim Milchzucker, den desshalb St. Bedenken trägt aus einer Spaltung des Eiweisses abzuleiten; auch Voit nimmt eine gemischte Entstehungsweise desselben an*).

*) Kemmerich, Pflüger's Archiv Bd. 2. Dähnhardt, ebend. Bd. 2. Danilewsky, Ztschr. f. Chemie 1869. Ssubotin, Virchow's Archiv Bd. 36.

Eine Abhängigkeit der Milchabsonderung vom Nervensystem ist nicht bestimmt nachgewiesen. Durchschneidung der Intercostalnerven ist nach Eckhard ohne Einfluss. Dagegen wird nach Aubert durch elektrische Reize, welche unmittelbar die Drüse treffen, die Absonderung beschleunigt *).

2. Die Harnabsonderung.

§. 83. Structur der Nieren.

Die Drüsenelemente der Nieren sind länge, sich theilende, theils gewunden, theils gerade verlaufende Canälchen, die Harncanälchen. Dieselben bestehen aus einer homogenen elastischen Membran, die auf ihrer Innenseite eine Schichte bald rundlicher, bald eckiger Epithelzellen mit stark hervortretenden Kernen trägt, und aussen von einer Schicht Bindegewebe umgeben ist; an den Papillen hört die homogene Membran auf, und es bildet nun nur noch ein festes Bindegewebe die Wandung der hier zusammenmündenden Harncanälchen. An jeder Papille befinden sich einige hundert Löcher, deren jedes der Mündung eines Harncanälchens entspricht. Ein Harncanälchen hat hier einen Durchmesser von $^1/_5$—$^1/_{15}$ Mm. Es spaltet sich aber sogleich spitzwinkelig in mehrere kleinere Canäle von $^1/_{20}$—$^1/_{50}$ Mm. (Sammelröhren), die ungetheilt und in gestrecktem Verlauf bis nahe zur Oberfläche der Niere verlaufen (h, Fig. 75). Dort entsenden sie nach allen Seiten mehrere stark gewundene Canälchen (c), deren jedes, nachdem es einige Windungen gemacht hat, umkehrt, sich beträchtlich verengert und wieder in gestrecktem Verlauf in das Innere der Niere zurückgeht (r); hier bildet das Canälchen eine Schlinge (s), läuft ebenso gerade wieder gegen die Oberfläche, erweitert sich nochmals und endet schliesslich, nachdem es mehrere Windungen gemacht hat, in einer Kapsel (k). Der innere Theil der Niere, die Marksubstanz, enthält bloss gerade verlaufende Canälchen (Sammelröhren und zurücklaufende Schlingen), der äussere Theil, die Rindensubstanz, enthält ausserdem gewundene Canälchen und Endkapseln. Die fächerförmige Erweiterung des secernirenden Parenchyms vom Hilus gegen die Oberfläche rührt davon her, dass die kleineren Canäle zusammen einen weit grösseren Durchmesser haben als das Sammelrohr, aus welchem sie entspringen. Innerhalb der Marksubstanz hat das Parenchym eine vom Hilus ausgehende radiale Streifung entsprechend dem Verlauf der Sammelröhren und der sich zwischen sie einschiebenden feinen Schlingen; die Substanz der Rinde ist mehr körnig, weil hier

---

Voit, Ztschr. f. Biologie Bd. 5. Stohmann, ebend. Bd. 6 und biologische Studien, I, 1873.

*) Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Bd. 1. Aubert, gaz. des hôpitaux, 1856.

die gewundenen Canälchen und Kapseln den grössten Theil des Parenchyms ausmachen.

Von den Blutgefässen der Niere verlaufen die Arterienäste im Mark zwischen den Sammelröhren des Harns. An der Grenze zwischen Mark und Rinde trennen sie sich in Zweige, von denen ein kleiner Theil zur Oberfläche der Niere geht und hier in ein Capillarnetz ausläuft. Bei weitem der grösste Theil verbleibt aber in der Rinde: jeder Endzweig durchbohrt hier die Endkapsel eines Harncanälchens, trennt sich im Innern des-

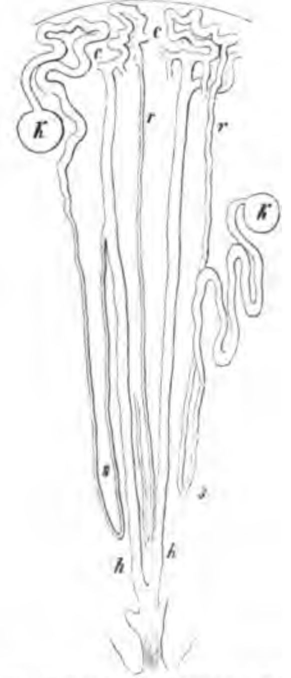


Fig. 75. Verlauf der Harncanälchen.
k Endkapseln,
c gewundene Canälchen,
r rücklaufende Canälchen,
s Schleifen,
h Sammelröhren.

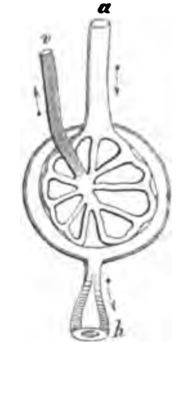


Fig. 76. Schema des Gefässnetzes (glomerulus) in der Endkapsel, nach Ludwig.
a Arterie,
v Vene,
h Harncanälchen.

selben unmittelbar an der Innenwand der Kapsel in mehrere noch kleinere Zweige, die dann in Capillaren zerfallen, aus welchen im Centrum der Kapsel ein Venenstämmchen entspringt; letzteres tritt nahe bei der Arterie wieder aus der Kapsel aus (Fig. 76). Die Venenstämmchen fangen, sobald sie ausgetreten sind, wieder an sich zu verästeln und bilden, falls sie entfernter vom Mark liegen, ein die gewundenen Canälchen umgebendes Capillarnetz. Die näher dem Mark austretenden Venenstämmchen dagegen laufen in das Mark zurück und lösen sich in ein Capillarnetz auf, welches die gestreckten Canäle umgibt. Alle diese Netze sammeln sich zu Venen-

stämmchen, welche, häufig mit einander anastomosirend, mit den Sammelröhren in gestrecktem Verlauf bis zum Hilus sich begeben, wo sie sich zur Nierenvene sammeln.

Die Harncanälchen und Kapseln sind umgeben von Gewebsspalten, die, wie die Lücken in andern Organen und im Bindegewebe (vgl. §. 57), die Anfänge der Lymphgefässe darstellen. Werden diese Spalten angefüllt, so wirken sie comprimirend auf die Kapseln, die Harnröhrchen und ihre Capillaren und dehnen zugleich die ganze Niere aus. Die Fortsätze der Spalten gehen zur Oberfläche der Niere, breiten sich über diese aus und fliessen endlich am Hilus zu einigen grösseren Lymphgefässstämmen zusammen; diese letzteren erst besitzen eine selbständige Wandung.

Die eigenthümlichen Gefässknäuel der Niere wurden von Malpighi entdeckt und nach ihm glomeruli Malpighiani genannt. J. Müller wies die Kapselmembran um dieselben nach, und Bowman zeigte, dass diese Membran unmittelbar in die Wandung der Harncanälchen übergeht. Man glaubte nun, dass die Harncanälchen nach ihrem Ursprung aus der Kapsel in der Rinde als gewundene Röhrchen verlaufen, dann sogleich in das Mark übertreten und in diesem in gestrecktem Verlauf bis zum Hilus gelangen. Neuerdings erst entdeckte Henle die zurücklaufenden Schlingen und gaben endlich Ludwig und Zawarykin sowie Heidenhain eingehendere Darstellungen vom feineren Bau der Niere *).

§. 84. Eigenschaften und Bestandtheile des Harns.

Der normale Harn des Menschen ist eine klare, durchsichtige, gelb gefärbte Flüssigkeit von eigenthümlichem Geruch, bittersalzigem Geschmack und saurer Reaktion, ohne alle Formelemente. Sein specifisches Gewicht liegt etwa bei 1,015, es schwankt zwischen 1,005 und 1,03.

Im wesentlichen ist der Harn eine Lösung von Harnstoff und Salzen, unter denen das Chlornatrium bei weitem vorherrscht. Neben dem Harnstoff enthält er in zurücktretender Menge andere N-haltige Zersetzungsproducte des Thierleibes, Harnsäure, Hippursäure, Kreatinin, Kreatin, Xanthin, Indican und andere Farbstoffe, unbekannte s. g. Extractivstoffe, Spuren von Ammoniak, und neben dem Chlornatrium andere Salze, namentlich phosphorsaures Natron ($P\Theta_4H_2Na$), in geringerer Menge Kalk- und Bittererdephosphat (ebenfalls als saure Salze $P_2\Theta_8H_4Ca$ und $P_2\Theta_8H_4Mg$), schwefelsaure Alkalien und Chlorkalium, Spuren von Eisen und Kieselerde. Von Gasen hält er Kohlensäure und Stickstoff absorbirt. Zuweilen sind im normalen Harn gefunden: Albumin, Mucin (aus den Harnwegen), Allantoïn, Oxalsäure, Oxalursäure, Phenol (Carbolsäure) nebst einigen dem Phenol verwandten Substanzen, Bernsteinsäure, Traubenzucker, schweflige Säure,

*) Bowman, philos. transact. 1842. Henle, zur Anatomie der Niere, 1862. Ludwig, Wiener Sitzungsber. Bd. 48 und Stricker's Gewebelehre, 3. Heidenhain, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 10.

salpetrige und Salpetersäure, Wasserstoffsuperoxyd. Die meisten dieser Substanzen sind möglicher Weise constante Bestandtheile und nur wegen ihrer zu geringen Menge nicht immer nachweisbar. Unter abnormen Verhältnissen können ferner im Harn auftreten: Cystin, Leucin, Tyrosin, Milchsäure, Essigsäure, Buttersäure, Inosit, Alkapton, Gallensäuren und Gallenfarbstoffe, Hämoglobin und Hämatin. Endlich kann durch excessive Vermehrung von Bestandtheilen, die spurweise im normalen Harn vorkommen können (so namentlich Albumin, Traubenzucker, Indican, Oxalsäure, Ammoniak), oder die sogar regelmässige Bestandtheile desselben sind (z. B. Harnsäure) die Absonderung abnorm werden.

Die Eigenschaften des normalen Harns sind theils nach der Zeit der Entleerung, theils nach der Nahrung veränderlich. Der am Morgen und nach reichlichen Mahlzeiten gelassene Harn ist trüber, specifisch schwerer und reagirt stärker sauer. Der Harn der Fleischfresser ist blasser als der des Menschen, von hohem specifischem Gewicht und stark saurer Reaction. Der Harn der Herbivoren reagirt alkalisch und ist durch sich niederschlagende basisch phosphorsaure und kohlensaure Erden getrübt; im Hunger und bei Fleischfütterung nimmt auch er die Eigenschaften des Fleischfresserharns an. Morphologische Elemente finden sich im Harn in erheblicherer Menge nur als abnorme Bestandtheile. Am häufigsten beobachtet man Plattenepithel der Harnwege, Spermatozoen, Eiterkörperchen, seltener und nur pathologisch Epithelzellen oder Exsudatpfropfen aus den Harncanälchen der Niere, Blutkörperchen, Faserstoffgerinnsel. Oefter erscheinen Niederschläge der im Harn gelösten Harnsäure und ihrer Salze, besonders harnsaures Natron und, wenn der Harn sich zersetzt, harnsaures Ammoniak sowie phosphorsaures Bittererde-Ammoniak. In solchem zersetzten Harn treten gewöhnlich auch Bakterien und Vibrionen sowie zuweilen Fadenpilze, im zuckerhaltigen Harn Gährungspilze auf; in gewissen krankhaften Zuständen scheiden sich endlich mikroskopische Krystalle von oxalsaurem Kalk aus.

Der Procentgehalt des Harns an seinen einzelnen Bestandtheilen ist ein äusserst wechselnder, was besonders von seinem veränderlichen Wassergehalt, zum Theil aber auch von den Verschiedenheiten in der Menge der einzelnen festen Bestandtheile herrührt. Auf die wichtigsten Momente, welche diese Veränderungen bestimmen, werden wir im folgenden § zurückkommen.

Jul. Vogel hat die folgenden Mittelzahlen aus einer grösseren Zahl von Harnanalysen berechnet:

Wasser	96,00	Chlornatrium	1,10
Feste Stoffe	4,00	Phosphorsäure	0,23
Harnstoff	2,33	Schwefelsäure	0,13
Harnsäure	0,05	Erdphosphate	0,08
Säuregrad (auf Oxals. bezogen)	0,2	Ammoniak	0,04.

Zur Chemie der Harnbestandtheile.

A. Stickstoffhaltige Harnbestandtheile.

1) Harnstoff ($\Theta H_4N_2\Theta$). Aus dem Harn des Menschen und der Fleischfresser wird dieser Hauptbestandtheil durch Fällung des eingedampften Harns mit $N\Theta_3H$ oder Oxalsäure und Zerlegung der gebildeten Verbindungen durch Kochen mit kohlensaurem Kalk oder Baryt oder unmittelbar durch Extraction des eingedampften Rückstandes mit Alkohol erhalten. Ausser im Harn ist er in geringen Mengen in Blut, Lymphe, serösen Transsudaten, im Schweisse und zuweilen in andern Secreten (Speichel, Galle) nachgewiesen. Künstlich ist er von Wöhler aus dem cyansauren Ammonium dargestellt, welches beim Erwärmen seiner Lösung unmittelbar in den ihm isomeren Harnstoff übergeht ($CN . \Theta . NH_4 = \Theta\Theta . (NH_2)_2$). Ausserdem tritt er als Zersetzungsproduct anderer organischer Substanzen, namentlich der Harnsäure und des Kreatins auf (s. unten und S. 75 u. 77). Er krystallisirt in durchsichtigen seideglänzenden Prismen mit schief abgestutzten Endflächen (rhombisches System), der salpetersaure Harnstoff ($N\Theta_3H\overset{+}{U}$) in glänzenden prismatischen Plättchen; letztere sind für die Nachweisung des $\overset{+}{U}$ in thierischen Flüssigkeiten besonders kennzeichnend. Der Harnstoff ist leicht löslich in Wasser und Alkohol, nicht in Aether, und besitzt einen dem Salpeter ähnlichen Geschmack. Bei 120° schmilzt er, und auf 160° erhitzt entwickelt er NH_3, während eine glasige Masse, bestehend aus Cyanursäure ($(\Theta N)_3(H\Theta)_3$) und Biuret ($\Theta_2H_5N_3\Theta_2$), zurückbleibt. Mit Mineralsäuren und ätzenden Alkalien erhitzt liefert er NH_3 und $\Theta\Theta_2$, welche letztere mit dem zersetzenden Alkali ein Carbonat bildet, während bei Anwendung von Mineralsäuren ein Ammoniaksalz entsteht und $\Theta\Theta_2$ entweicht. Dieselbe Zersetzung erfolgt durch die Fäulniss sowie dann, wenn eine Harnstofflösung in einer zugeschmolzenen Röhre längere Zeit über 100° erwärmt wird ($\Theta H_4N_2\Theta + H_2\Theta = 2\Theta\Theta_2 + 2NH_3$). Mit salpetersaurem $\text{Hg}\Theta$ bildet er unlösliche Verbindungen, welche je nach der Concentration der Hg-Lösung 2, 3 oder 4 Atome Hg enthalten; auf der Bildung der letzten dieser Verbindungen ($2\overset{+}{U} + \text{Hg}. (N\Theta_3)_2 + 3g\Theta)H$ beruht die in physiologischen Untersuchungen gebräuchlichste Methode der quantitativen Bestimmung des Harnstoffs (s. unten).



Fig. 77. Salpetersaurer Harnstoff.

2) Harnsäure ($\Theta_5H_4N_4\Theta_3$). Sie kommt im Harn der Säugethiere an Na gebunden (als saures Salz $\Theta_5H_3NaN_4\Theta_3$), nur zuweilen auch theilweise im freien Zustande, in den Vogel- und Schlangenexcrementen theils frei, theils als Θa-, Mg- und NH_3-Salz vor. Der Harn der Vögel enthält nach Meissner vorzugsweise freie Harnsäure, nur wenig harnsaures Ammoniak; der Guano soll hauptsächlich aus letzterem bestehen. Aus dem Säugethierharn scheidet sie sich nach dem Versetzen desselben mit einer kleinen Quantitat einer stärkeren Säure (HCl) im unreinen Zustande aus; in grösserer Menge wird sie aus Vogel- und Schlangenexcrementen oder Guano durch Lösen in $Na_2\Theta$ und Fällung der Lösung mit HCl gewonnen. Im reinen Zustand bildet die Harnsäure ein weissgelbes Pulver, welches sich unter dem Mikroskop aus kleinen rhombischen

Prismen zusammengesetzt zeigt. Sehr mannigfaltige und charakteristische Formen zeigt die unreine dunkelgelbe $\bar{U}$, wie sie sich aus dem Säugethierharn auf Zusatz von HCl ausscheidet oder in Harnsedimenten vorfindet (Scheiben und Wetzsteinformen, s. g. Dumbells u. s. w.). Das harnsaure $Na_2\Theta$ bildet ein gelbes amorphes Pulver, das aus alkalischem Harn sich ausscheidende $\bar{U} . NH_3$ besteht aus kleinen Drusen nadelförmiger Krystalle (Stechapfelformen), s. Fig. 78. Die Harnsäure ist in $H_2\Theta$ fast, in Alkohol und Aether gänzlich unlöslich, in Alkalien löst sie sich zu einem basischen Salz auf. Auch die sauren harnsauren Salze sind in kaltem $H_2\Theta$ schwer, etwas leichter in warmem löslich, daher bei reichlichem Gehalt an solchen Salzen der Harn in Folge der Abkühlung Sedimente bildet. Erhöht wird die Löslichkeit der harnsauren Salze durch die gleichzeitige Anwesenheit von saurem phosphorsaurem Na, durch letzteres Salz wird auch die Löslichkeit des $\bar{U} . Na$ im Harn vergrössert. Die Harnsäure reducirt in alkalischer Lösung aus Silberlösung metallisches Silber und aus Kupferlösung $Ȼu_2\Theta$, welches letztere theils mit der $\bar{U}$ ein weisses unlösliches Salz bildet, theils, wenn $\bar{U}$ im Ueberschuss vorhanden ist, als rother Niederschlag (wie bei der Zuckerreaction) frei wird. Durch ätzende Alkalien und Oxydationsmittel erfährt die $\bar{U}$ eine Reihe physiologisch bedeutsamer Zersetzungen *). Mit Alkalien gekocht zerfällt sie in Harnstoff, Oxalsäure und Kohlensäure ($Ȼ_5H_4N_4\Theta_3 + \Theta + 3H_2\Theta = 2(ȻH_4N_2\Theta) + Ȼ_2H_2\Theta_4 + Ȼ\Theta_2$). Mit Bleisuperoxyd gekocht liefert sie Allantoïn und Oxalsäure ($2Ȼ_5H_4N_4\Theta_3 + 3H_2\Theta + \Theta = Ȼ_4H_6N_4\Theta_3 + Ȼ_2H_2\Theta_4$). Löst man $\bar{U}$ in conc. $N\Theta_3H$, so zerfällt sie in Alloxan und $\overset{+}{U}$, welcher letztere sich sogleich durch die Einwirkung der $N\Theta_3H$ in $Ȼ\Theta_2$ und N zersetzt, daher Aufbrausen stattfindet ($Ȼ_5H_4N_4\Theta_3 + \Theta + H_2\Theta = Ȼ_4H_2N_2\Theta_4 + CH_4N_2\Theta$). Durch Einwirkung verdünnter $N\Theta_3H$ entsteht neben dem Alloxan noch Alloxantin ($Ȼ_8H_{10}N_4\Theta_8$). Letzteres liefert mit NH_3 eine purpurfarbene Verbindung (Murexid oder purpursaures $NH_3 = Ȼ_8H_4N_5\Theta_6 . NH_3$); mit $Na_2\Theta$-Lauge wird die Substanz blau. Auf der Bildung der letzgenannten Verbindungen beruht eine sehr empfindliche Reaction auf Harnsäure: man bringt etwas von der zu prüfenden Substanz auf ein Porzellanschälchen und dampft mit einigen Tropfen $N\Theta_3H$ langsam ab, die gelb gewordene Masse wird auf Zusatz von wenig NH_3 purpurroth; nimmt man $K_2\Theta$ oder $Na_2\Theta$ statt des NH_3, so wird die Substanz blau (Murexidprobe).

3) Xanthin und Verwandte. Xanthin ($Ȼ_5H_4N_4\Theta_2$), Hypoxanthin (Sarkin $Ȼ_5H_4N_4\Theta$) und Guanin ($Ȼ_5H_5N_5\Theta$) sind drei Körper, die, wie sie in ihrer Zusammensetzung einander und der Harnsäure nahe stehen, so auch im Allgemeinen als physiologische Begleiter der letzteren gelten können. Im Harn hat Neubauer Xanthin als constanten Bestandtheil nachgewiesen, freilich nur in sehr geringer Menge (auf 600 Pfund etwa 1 Grm.), grössere Mengen Xanthin sind nur in Harnsteinen beobachtet. Hypoxanthin und Guanin sind bis jetzt nicht im Säugethierharn, das letztere aber im Guano und in Spinnenexcrementen gefunden. Alle drei Körper sind in minimalen Mengen in der Leber, dem Pankreas und den Muskeln (das Guanin allerdings bis jetzt nur in den Muskeln kranker Schweine, Voit), ausserdem Xanthin und Hypoxanthin in

---

*) Ueber die rat. Constitution dieser Zersetzungsproducte, so weit eine solche bekannt ist, vgl. S. 75 f.

Milz, Thymus, Gehirn und im leukämischen Blute, das Hypoxanthin allein in den Nebennieren nachgewiesen; an den meisten dieser Orte ist die Harnsäure die constante Begleiterin der genannten Körper. Xanthin und Guanin sind im reinen Zustand amorphe Pulver, das Hypoxanthin bildet feine Krystallnadeln. Durch Einwirkung von Untersalpetersäure wird Guanin in Xanthin übergeführt. Alle drei Körper sind unlöslich in Aether und Alkohol, schwer löslich in Wasser, leicht löslich in Alkalien und Säuren; doch löst sich das Hypoxanthin leichter als das Xanthin, dieses leichter als das in $H_2\Theta$ und NH_3 ganz unlösliche Guanin; hierauf beruht die Möglichkeit der Trennung dieser Körper in den mit reichlichen Mengen Wassers (Xanthin, Hypoxanthin) oder mit Kalkwasser (Guanin) gewonnenen Extracten der Organe. Zum Behuf ihrer vorläufigen Trennung von andern Substanzen werden sie, nachdem etwa begleitende Eiweisskörper durch Coagulation, im Harn die Phosphorsäure und Schwefelsäure durch Baryt, Harnstoff, Salze u. s. w. durch Krystallisiren entfernt sind, in dem eingedampften Extract durch ein schweres Metallsalz (Pb, Hg, Ag) gefällt und die gebildete Metallverbindung durch H_2S zersetzt. Qualitativ lässt sich das Vorhandensein eines oder einiger dieser Körper nachweisen, wenn man eine kleine Quantität des betreffenden Rückstandes mit $N\Theta_3H$ abdampft und dann etwas $K_2\Theta$ zusetzt; es entsteht eine rothe Lösung, die beim Erwärmen Purpurfarbe annimmt (Reaction der Xanthinkörper). — Als ein seltener, zuweilen in grösseren Mengen in Blasensteinen gefundener Harnbestandtheil mag hier noch das Cystin ($C_3H_7NS\Theta_2$) erwähnt werden, welches, ebenfalls nur in Alkalien und Säuren löslich, aus seiner NH_3-Lösung in 6-seitigen Tafeln krystallisirt; es ist durch seinen Schwefelgehalt leicht erkennbar.

4) Allantoïn ($C_4H_6N_4\Theta_3$) ist ein constanter Bestandtheil der Allantoisflüssigkeit und des Harns neugeborener Thiere, namentlich der Kälber, ist aber von Meissner mehrfach auch im normalen Harn, namentlich nach Fleischnahrung beobachtet. In Wasser leicht, in Alkohol schwer, in Aether gar nicht löslich, krystallisirt es in durchsichtigen Prismen; aus dem Alkoholextract des zuvor durch Fällung mit $Ba\Theta$ und dann mit $S\Theta_4H_2$ von seinen Salzen befreiten Harns wird es durch Schütteln mit Aether niedergeschlagen *). — In dem Hundeharn ist als eine weitere Begleiterin der Harnsäure von Liebig eine ihr verwandte N-haltige Säure, die Kynurensäure ($C_{16}H_{14}N_2\Theta_{51}$?) gefunden worden; nach Voit und Riederer ist sie ein constanter Bestandtheil desselben. Sie krystallisirt zuweilen in Nadeln; in ihren Löslichkeitsverhältnissen gleicht sie der Harnsäure **).

5) Hippursäure ($C_9H_9N\Theta_3$). Diese aus der Paarung des Glycins und der Benzoësäure (vgl. S. 71, 74) hervorgegangene Säure, die einen wesentlichen Bestandtheil des Harns der Pflanzenfresser ausmacht, ist in geringer Menge auch im normalen menschlichen Harn gefunden (0,006—0,01 Proc., Meissner); reichlicher tritt sie in dem letzteren nach dem Genuss der Benzoësäure, Zimmtsäure und anderer in die aromatische Reihe gehörender Substanzen sowie der an solchen reichen Pflanzensäfte (namentlich Pflaumen) auf. Im reinen Zustand bildet sie durchsichtige rhombische Prismen, die sich leicht in warmem Wasser

---

*) Meissner, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 31.

**) Voit und Riederer, Zeitschr. f. Biologie Bd. 1.

und Alkohol, schwerer in kaltem Wasser und am schwersten in Aether lösen. Durch ihre mikroskopischen Formen ist die Hip. leicht von der sich sonst ähnlich verhaltenden Benzoësäure, die tafelförmige Krystalle bildet, zu unterscheiden. Beim Kochen mit Säuren oder durch Fäulnissfermente wird sie in Benzoësäure und Glycin gespalten. Im Glasröhrchen geschmolzen zersetzt sie sich in Benzoësäure, welche sublimirt, Benzonitril und Blausäure, die sich durch ihren Bittermandelgeruch verrathen, und einen roth gefärbten Rückstand. Die Hippursäure kann entweder durch Extraction des abgedampften Harns mit Alkohol und Versetzen mit HCl, worauf sie beim Verdunsten des Alkohols auskrystallirt, oder durch Kochen des Harns mit Kalkmilch und Zersetzung des in Lösung gehenden Hip. ƟaƟ mittelst HCl erhalten werden *).

6) Kreatin und Kreatinin. Das Kreatin ($Ɵ_4H_9N_3Ɵ_2$), in grösserer Menge Bestandtheil der Muskeln, wird im Harn (ebenso im Blut, im Gehirn und in den Transsudaten) meist nur in Spuren angetroffen. Dagegen findet sich im Harn des Menschen und der Fleischfresser das Kreatinin ($Ɵ_4H_7N_3Ɵ$) in grösserer Menge. Da das Kreatin beim Abdampfen seiner sauren Lösung leicht in Kreatinin, in alkalischer Lösung dagegen ein Theil des Kreatinins in Kreatin übergeht, so müssen beide, wenn ihr Mengeverhältniss festgestellt werden soll, bei neutraler Reaction aus dem Harn ausgeschieden werden; übrigens kann sich schon durch längeres Kochen mit $H_2Ɵ$ das Kreatin theilweise in Kreatinin umwandeln. Im menschlichen Harn fand Voit 0,075—0,125 Proc. Kreatinin und bis zu 0,075 Kreatin. Das Kreatin ist ein neutraler, in rhombischen Prismen krystallisirender Körper von bitterem Geschmack, der in kaltem und noch leichter in heissem $H_2Ɵ$, schwer in Alkohol und gar nicht in Aether sich löst. Das Kreatinin ist ein stark basischer Körper von ätzendem Geschmack, der meist in wetzsteinartigen (der Harnsäure ähnlichen) Krystallen sich ausscheidet, und mit Chlorzink eine durch ihre mikroskopischen Formen charakteristische Verbindung bildet (Drusen feiner Nadeln, meist in concentrischen Kreisen um einen Mittelpunkt); es unterscheidet sich ausserdem von dem Kreatin durch seine grössere Löslichkeit in Wasser und namentlich in Alkohol sowie in Gemengen von Alkohol und Aether. Aus NH_3-Salzen treibt es NH_3 aus, aus alkalischer Kupferlösung reducirt es $Ɵu_2Ɵ$. Zur Darstellung und Isolirung beider Körper aus dem Harn verfährt man zweckmässig folgendermassen: die $PƟ_4H_3$ und $SƟ_4H_2$ des Harns werden durch Barytwasser, der überschüssige BaƟ durch genaue Neutralisation mit $SƟ_4H_2$ entfernt, das Filtrat eingedampft, Alkohol zugesetzt und der alkoholische Auszug mit Aether geschüttelt: dadurch wird hauptsächlich das Kreatin, dagegen Harnstoff und Kreatinin nur bei grossem Reichthum des Harns an diesen Stoffen und in geringer Menge gefällt; aus der alkoholisch-ätherischen Lösung wird dann das Kreatinin durch Chlorzink abgeschieden; aus der Chlorzinkverbindung kann durch Zersetzung mit H_2S reines Kreatinin gewonnen werden. Die chemischen Beziehungen beider Körper, über welche S. 77 zu vergleichen ist, ergeben sich daraus, dass dieselben bei Behandlung mit Oxydationsmitteln ($PbƟ_2$, HgƟ) Oxalsäure und Methyluramin, mit starken Alkalien gekocht Sarkosin, Harnstoff und $ƟƟ_2$ liefern **).

---

*) Meissner und Shepard, Unters. über das Entstehen der Hippursäure, 1866. Salkowsky, Journ. f. prakt. Chemie Bd. 102.
**) Meissner, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 31. Voit, Zeitschr. f. Biologie, Bd. 4.

7) Leucin und Tyrosin (vgl. S. 282) wurden bis jetzt nur in sehr seltenen Fällen im kranken Harn (bei Leberatrophie, Typhus, Variola) aufgefunden.

8) Gallensäuren fand Naunyn spurweise im normalen Harn von Menschen und Hunden; sie stammen wahrscheinlich aus dem Darm (vgl. S. 367). In grösserer Menge treten sie neben Gallenfarbstoffen auf, wenn bei behindertem Gallenabfluss in den Darm Galle in's Blut zurücktritt. In solchem icterischem Harn können in der Regel unmittelbar die Gallensäuren durch die Pettenkofer'sche, die Gallenfarbstoffe durch die Gmelin'sche Reaction nachgewiesen werden (S. 285).

9) Alkapton ist von Boedeker ein in pathologischem Urin gefundener brauner Körper genannt worden, der die Eigenschaft hat in alkalischer Lösung stark Sauerstoff zu absorbiren und Kupferlösung rasch reducirt. Das Alkapton liefert beim Erhitzen mit Natronkalk viel NH_3, es ist sehr leicht in Wasser und Alkohol, wenig in Aether löslich *).

10) Farbstoffe des Harns. Ohne Zweifel enthält der Harn mehrere Farbstoffe, von denen aber nur wenige näher gekannt sind. Die durch Blei- und andere Metallsalze im Harn erzeugten Niederschläge entfärben den Harn, sie enthalten also den grössten Theil derjenigen Pigmente, welche ihm seine gelbe Farbe verleihen. Die hieraus durch Zerlegung mit $H_2Ө$ oder Extraction mit alkoholischer Oxalsäurelösung gewonnenen braunen Materien (Urophaein, Urochrom) sind in Wasser und Alkohol etwas, am leichtesten in NH_3 und Alkalien löslich und werden aus diesen Lösungen durch Chlorbaryum oder Essigsäure gefällt. Wahrscheinlich sind diese durch Bleisalze fällbaren Farbstoffe ein Gemenge verschiedener Substanzen, unter denen eine in ihren spektroskopischen Eigenschaften sowie durch ihre Löslichkeit in Chloroform mit einem Farbstoff übereinstimmt, der durch Einwirkung von Säuren auf die Galle erhalten werden kann, daher von Jaffé als Urobilin bezeichnet wurde (S. 236); sie stammt wohl von den normalen Gallenfarbstoffen ab. Ein mit dem Urobilin oder Hydrobilirubin Maly's übereinstimmender Farbstoff wurde von Hoppe-Seyler aus Hämatin in alkoholischer Lösung sowie aus Hämoglobin durch Einwirkung von Zinn und Salzsäure erhalten. Die Abstammung aller dieser Pigmente aus dem Blutfarbstoff ist hiernach nicht zu bezweifeln. Endlich findet sich wahrscheinlich schon im normalen Harn in geringer Menge, in grösserer in pathologischen Harnen eine ungefärbte Substanz der Indigogruppe, vielleicht Indol ($Ө_8H_7$), welche bei Luftzutritt zunächst in ein nicht näher gekanntes Ө-haltiges Chromogen Indican übergeht, das sich dann weiterhin in zwei Farbstoffe, Indigblau und Indigroth, und eine Zuckerart (Indigglucin) spaltet. Indicanreicher Harn bedeckt sich bei der Fäulniss mit einem blauen Häutchen, das zuweilen aus blauen Indigokrystallen besteht. Beim Zusatz von concentrirter HCl, der einige Tropfen $NӨ_3H$ beigemischt sind, färbt er sich violett. Dieselbe Färbung entsteht beim Kochen mit wenig HCl; ist der Harn reich an Indigo, so wird hierbei letzterer gefällt. Kupfer in alkalischer Lösung wird vom Indican reducirt. Endlich lässt sich die Gegenwart sowohl

*) Boedeker, Annal. d. Chem. u. Pharm. Bd. 117, Ztschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 7.

des Indigo wie der Gallenfarbstoffe im Harn auch spektroskopisch nachweisen (Vierordt)*)

11) Ammoniak enthält schon der frisch gelassene Harn in Spuren; wahrscheinlich ist es in ihm theils als kohlensaures Ammoniak, theils als Chlorammonium enthalten. Es entstammt stets der Spaltung des Harnstoffs (s. oben S. 433), welche theilweise schon durch die Einwirkung des phosphorsauren Natrons sich vollzieht. In reichlicherer Menge entsteht es im faulenden Harn, in welchem allmälig aller Harnstoff diese Spaltung erleidet; immer tritt dann zugleich freies Ammoniak auf, während der Harn durch phosphorsaure Ammoniakmagnesia (Trippelphosphat $P\Theta_4MgNH_4$), die sich in mikroskopischen Krystallen (Fig. 78 c) abscheidet, getrübt wird. (Alkalische Harngährung.)

12) Mucin und Albumin. In jedem Harn entsteht nach kurzem Stehen eine wolkige Trübung, welche durch die Abscheidung einer geringen Menge von Mucin bedingt ist. In grösserer Menge erscheint das letztere bei Reizungszuständen der Harnwege, wo dann gleichzeitig theils abgestossene Epithelien der letzteren, theils Eiterkörper beigemengt sind. Durch Hitze coagulirbares Albumin (Serumalbumin) wird zuweilen im normalen Harn beobachtet. Wo es in grösserer Menge und dauernd auftritt, ist es stets pathologisches Symptom von Herz- und Nierenerkrankungen; in der Regel enthält dann der Harn auch etwas Globulin und Pepton. Spuren des letzteren kommen zuweilen auch im normalen Harn vor. Bei Thieren hat man in Folge künstlicher Drucksteigerungen und Stauungen des Blutstroms (Overbeck), nach Wasserinjection (Kierulf) oder nach Injection der die Blutkörper lösenden Gallensäuren in die Venen (Kühne) Albuminurie beobachtet. Endlich sah ich beim Menschen nach mehrtägigem Kochsalzhunger Eiweiss in den Harn übergehen, das nach beginnender Kochsalzzufuhr wieder verschwand; das nämliche fand E. Rosenthal bei hungernden Hunden. Hühnereiweiss in's Blut injicirt geht unverändert in den Harn über. Dagegen können die Peptone in ziemlich grossen Mengen injicirt werden, ohne im Harn anders als in Spuren nachweisbar zu sein**).

B. Stickstofffreie Harnbestandtheile.

1) Traubenzucker (Harnzucker, $\Theta_6H_{12}\Theta_6$). In der Zuckerharnruhr sowie in Folge der in §. 76 namhaft gemachten Einwirkungen auf den Stoffwechsel der Leber treten im Harn oft bedeutende Mengen von Zucker auf, welche dann unmittelbar durch die auf S. 62 angegebenen Reductionsproben, durch Gährung oder durch Circumpolarisation nachgewiesen werden können. Dagegen ist die Frage, ob schon der normale Harn minimale Mengen von Traubenzucker führt, sehr schwierig zu entscheiden, theils weil derselbe andere Substanzen enthält, welche gleichfalls Metalloxyde in alkalischer Lösung reduciren (Harnsäure, Kreatinin, Indican und wahrscheinlich noch weitere bis jetzt nicht isolirte Stoffe),

---

*) Hoppe-Seyler, Virchow's Archiv Bd. 27, Berichte der deutschen chem. Gesellschaft VII. Jaffé, Virchow's Archiv Bd. 47. Vierordt, Zeitschr. f. Biologie Bd. 10.

**) Kierulf, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 3. Wundt, Journ. f. prakt. Chemie 1852. Kühne, Virchow's Archiv Bd. 14. Senator, ebend. Bd. 60. Overbeck, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 47.

theils weil er solche Stoffe führt, welche die empfindlichste Reductionsprobe, die Trommer'sche, stören, indem sie die Ausscheidung des gebildeten Kupferoxyduls verhindern (Kreatinin, Harnfarbstoffe). Diesem Uebelstand lässt sich einigermassen, jedoch nicht vollständig abhelfen, wenn man zuvor durch Thierkohle filtrirt, welche namentlich die Harnfarbstoffe zurückhält, und entweder mit dem unmittelbaren Filtrat oder noch besser mit dem dann aus der Thierkohle ablaufenden Waschwasser die Proben anstellt (Seegen). Brücke hat, um Sicherheit über den Gehalt des normalen Harns an Zucker zu gewinnen, versucht denselben aus grösseren Mengen von Urin direct darzustellen, indem er diesen mit der 5fachen Menge starken Alkohols versetzte, filtrirte und dann zum Filtrat alkoholische Kalilösung bis zur deutlichen Alkalescenz zufügte: nach 24 Stunden hatten sich Boden und Wände des Gefässes mit einem krystallinischen Ueberzug bedeckt, der Kupferoxyd reducirte und mit Hefe versetzt CO_2 entwickelte, und den daher B. für Zuckerkali ansah. Nach den Versuchen von Bence Jones würde die so erhaltene CO_2-Menge dem allerdings höchst minimalen Zuckergehalt von nur 0,0002 Proc. entsprechen. Neuerdings hat jedoch Seegen gegen diesen Nachweis verschiedene Bedenken erhoben. Die Gährungsversuche können nämlich über die Anwesenheit so geringer Spuren von Zucker kaum entscheiden, da sich immer theils aus der Hefe selbst, theils aus andern Harnbestandtheilen, wie dem Harnstoff, etwas CO_2 entwickelt. Das Zuckerkali scheidet sich aber, wie S. bei directen Versuchen fand, nicht in der von Brücke beobachteten Form und bei der von ihm angewandten Verdünnung des Alkohols überhaupt gar nicht aus, gibt überdies die Zuckerreactionen viel deutlicher als der im normalen Harn erhaltene Beschlag, so dass S. in dem letzteren eine Verbindung des K_2O mit andern, gleichfalls in gewissem Grad reducirenden Harnbestandtheilen vermuthet. Aehnliche Bedenken stehen den weiteren von Brücke, Huizinga u. A. eingeschlagenen Verfahrungsweisen im Wege. Seegen kommt daher zu dem Schlusse, dass die Anwesenheit geringer Spuren von Traubenzucker im normalen Harn bis jetzt weder bewiesen noch widerlegt ist. Im Rinderharn hat Dähnhardt Spuren von Inosit gefunden. Nach reichlichem Wassertrinken tritt derselbe nach Strauss und Külz auch im menschlichen Harn auf. Ebenso scheint er bei andern Formen von Polyurie, z. B. bei Diabetes, vorzukommen*).

2) Milchsäure und flüchtige Fettsäuren. Diese Säuren kommen in der Regel nicht im frisch secernirten Harn vor, sondern die Gährungsmilchsäure sowie die zuweilen gefundene Buttersäure sind Producte einer durch organisirte Fermente bewirkten Verwesung (sauren Harngährung), während Essig- und Ameisensäure, die mehrfach im Destillat des mit Schwefelsäure versetzten Harns nachgewiesen wurden, wahrscheinlich erst als Zersetzungsproducte anderer Harnbestandtheile bei der Destillation entstehen. Fleischmilchsäure ist zuweilen im pathologischen Harn (bei Leukämie, Typhus) beobachtet.

3) Oxalsäure. Oxalsaurer Kalk (C_2O_4Ca) ist in sehr kleinen Mengen ein normaler Harnbestandtheil, indem das saure phosphorsaure Natron ihn gelöst

*) Brücke, Wiener Sitzungsber. Bd. 29 u. 39. Seegen, ebend. Bd. 64. Huizinga, Pflüger's Archiv Bd. 3. Seegen, ebend. Bd. 5. Külz, Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. zu Marburg, 1875. Dähnhardt, Arbeiten aus dem Kieler Institut, 1869.

hält; grössere Mengen, wobei er sich als krystallinisches Sediment (Fig. 78) ausscheidet oder in Concretionen ablagert, finden sich nur pathologisch. Die Entstehungsweise der Oxalsäure ist noch unaufgeklärt. Von Schunk und Neubauer ist die aus Harnstoff und Oxalsäure gepaarte Oxalursäure ($C_3H_4N_2O_4$, s. S. 75), an NH_3 gebunden, im normalen menschlichen Harn nachgewiesen. Ob aber die Oxalsäure aus ihrem Zerfall hervorgeht, ist zweifelhaft, da künstlich eine derartige Spaltung der Oxalursäure sich nicht bewirken lässt (Neubauer*).

4) Bernsteinsäure ($C_4H_6O_4$), in der Lymphe und in den Transsudaten in ziemlich grosser Menge enthalten, ist in Spuren auch im Blut, in den Drüsensäften und im Harn nachgewiesen. Meissner fand sie im Harn der Hunde vorzüglich nach Fleisch- und Fettnahrung sowie im Harn der Pflanzenfresser bei solchen Ernährungsweisen, bei denen keine Hippursäurebildung stattfindet (s. §. 85), ausserdem auch im menschlichen Harn. Ob sie ein constanter Bestandtheil des letzteren ist, scheint aber zweifelhaft (Salkowsky). Sie krystallisirt in farblosen Nadeln und Tafeln; sie selbst und ihre Alkalisalze lösen sich leicht in H_2O, schwer oder (die Salze) gar nicht in Alkohol und Aether. Man erhält sie daher aus den Eindampfungsrückständen der betreffenden Flüssigkeiten, nachdem aus diesen theils durch Ausfällung mit BaO, theils durch Auskrystallisiren Salze, Harnstoff u. s. w. entfernt sind, durch Lösen in H_2O, Schütteln des Gelösten mit Alkohol oder Aether, abermalige Lösung des entstehenden Niederschlags in H_2O und Behandlung desselben mit verdünnter SO_4H_2 oder HCl, um die Bernsteinsäure aus ihren Verbindungen frei zu machen. Auch kann sie durch $FeCl_3$ aus dem Extract als unlösliches bernsteinsaures Eisenoxyd abgeschieden werden, doch müssen in diesem Fall andere Harnbestandtheile (Hippursäure, Harnsäure), die ebenfalls durch $FeCl_3$ gefällt werden, entfernt sein**).

5) Phenol (Carbolsäure C_6H_6O) wurde von Städeler im Destillat des mit SO_4H_2 versetzten Harns beobachtet. Es scheint aber das Phenol im frischen Harn nicht enthalten zu sein, sondern erst durch die Einwirkung der SO_4H_2 (oder anderer Mineralsäuren) auf einen nicht näher bekannten, in Alkohol löslichen, durch Bleiessig und Ammoniak nicht fällbaren Körper zu entstehen; wendet man Essig- oder Weinsäure zur Destillation an, so tritt kein Phenol auf (Bulginsky). In deutlich nachweisbarer Menge erscheint die Carbolsäure nach ihrer äussern oder innern medicamentösen Anwendung im Harn: sie kann in diesem Fall durch Schütteln des mit Weinsäure hergestellten Destillats mit Aether gelöst werden; der Rückstand des Aetherextractes mit H_2O aufgenommen zeigt auf Zusatz von wenig NH_3 und Chlorkalk beim Erwärmen eine Blaufärbung, falls Carbolsäure vorhanden ist (Salkowsky)***).

C. Salze und Gase des Harns. Der Harn ist reicher an Salzen als irgend eine andere thierische Flüssigkeit; es kommt dies aber fast ganz auf

*) Schunk, proceeding of the roy. soc. 1867, Neubauer, Ztschr. f. analyt. Chemie 1868.

**) Meissner, Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd, 24. Salkowsky, Pflüger's Archiv Bd. 2 und 4.

***) Städeler, Ann. Chem, u. Pharm. Bd. 77. Bulginsky, Hoppe-Seyler's Untersuch. 2. Salkowsky, Pflügers Archiv Bd. 5. Hoppe-Seyler, ebend.

Rechnung des Chlornatriums. Neben letzterem enthält er Chlorcalcium, schwefelsaure Alkalien und die Phosphate von Natron, Kalk und Magnesia. Angaben über den Kaliumgehalt der Asche fehlen in den meisten Analysen; er soll bis über $^1/_3$ des Natriums betragen (Salkowsky). Im Harn von Hunden und Katzen fand Schmiedeberg häufig, jedoch nicht constant, unterschweflige Säure (SO_2H_2). Wird sie durch Zusatz einer stärkeren Säure frei gemacht, so scheidet sich aus solchem Harn beim Erwärmen eine Schwefelmilch ab, während sich schweflige Säure entwickelt. Ferner führt jeder normale Harn Spuren salpetersaurer Salze, wahrscheinlich aus der Nahrung stammend, die bei den im stehenden Harn eintretenden Gährungen zu salpetrigsauren reducirt werden und sich dann durch die auf S. 206 angegebene Reaction zu erkennen geben (Schönbein). Auch Wasserstoffsuperoxyd (erkennbar an der Entfärbung von Indigolösung auf Zusatz von wenig Eisenvitriol) soll nach Schönbein in jedem Harn vorkommen. An Gasen enthält der Harn Sauerstoff (0,02—0,08 Proc.) und Stickstoff (0,8—1 Proc.) in Spuren, in grösserer Menge CO_2 (13—14 Volumproc.), auch letztere fast bloss im absorbirten Zustand, nur sehr wenig chemisch gebunden (Planer, Pflüger). In der Verdauungszeit nimmt nach Planer der CO_2-Gehalt des Harns zu. Ihren Ursprung haben die Harngase ohne Zweifel in den Blutgasen, daher die-

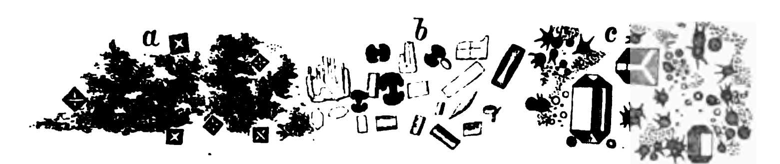


Fig. 78. Harnsedimente. a Harnsaures Natron und oxalsaurer Kalk. b Harnsäure. c Harnsaures Ammoniak und phosphorsaure Ammoniakmagnesia.

jenigen Gase, die aus dem Blut leichter durch mechanische Mittel ausgetrieben werden können, N, CO_2, im Harn in grösserer Menge erscheinen als der besondere Dissociationsbedingungen voraussetzende O *).

Morphologie der Harnsedimente. Alle jene constanten oder inconstanten Bestandtheile des Harns, welche schwer in wässerigen Flüssigkeiten sich lösen, können, wenn sie in ungewöhnlich reichlicher Menge im Harn auftreten, Niederschläge, Harnsedimente bilden; manche dieser Sedimente werden, wenn sie fortgesetzt schon innerhalb der Harnwege sich ausscheiden, die Veranlassung zu Harnsteinen. Wir können unterscheiden: 1) Organisirte Sedimente, wie Eiterkörper, Blutkörper, Epithel der Harnwege, in selteneren Fällen abgestossene Theile von Carcinomen und andern Geschwülsten. 2) Mucin- und Albuminatniederschläge: hierher gehört die schon beim Stehen des normalen Harns sich absetzende Schleimwolke (S. 438). Wo grössere Mengen von Schleim oder von Eiweissstoffen sich im Harn absetzen, da sind sie fast immer mit organisirten Formelementen vereinigt; es erscheinen z. B. albuminöse

*) Schmiedeberg, Archiv d. Heilk. Bd. 8. Salkowsky, Pflüger's Archiv Bd. 2. Schönbein, Ztschr. f. Biologie Bd. 3. Planer, Ztschr. d. Wiener Aerzte, 1859. Pflüger, in seinem Archiv Bd. 2.

Exsudatabgüsse der Harncanälchen, welche gleichzeitig Eiterkörper einschliessen, oder Schleimmassen mit Epithel- und Eiterkörpern aus den Harnwegen. 3) Chemische Niederschläge. Diese Sedimente sind die weitaus häufigsten, und sie fallen zum Theil noch in die Breite des physiologischen Vorkommens. Es gehören hierher: a) Harnsäure und harnsaure Salze. Das häufigste dieser Sedimente ist das harnsaure Natron, welches aus dem Fieberharn in reichlicher Menge niederfällt, es zeichnet sich dadurch aus, dass es beim Erwärmen des Harns ganz oder theilweise wieder gelöst wird. Verfällt ein an Uraten reicher Harn der ammoniakalischen Gährung, so treten die charakteristischen Formen des harnsauren Ammoniak auf. Freie Harnsäure in ihren sehr mannigfachen Krystallformen ist, oft gemischt mit ihren Salzen, namentlich in uratreichen Urinen von stark saurer Reaction zu treffen. b) Oxalsaurer Kalk mit seinen briefcouvertähnlichen Octaëderformen; auch er begleitet häufig Sedimente von Harnsäure und harnsauren Salzen. c) Erdphosphate. Davon kommen in Sedimenten phosphorsaurer Kalk und phosphorsaure Ammoniak-Magnesia vor. Der erstere findet sich in schwach sauren oder alkalischen Harnen (regelmässig im Harn der Pflanzenfresser), das Sediment wird schon durch schwache Säuren gelöst und durch Alkalien wieder gefällt. Die phosphorsaure Ammoniak-Magnesia ist kein normaler Harnbestandtheil, erscheint aber regelmässig bei der alkalischen Harngährung in schönen rhombischen Prismen (Sargdeckelformen).

Physiologische Harnanalyse. Die zu physiologischen Zwecken ausgeführte Harnanalyse erstreckt sich in der Regel auf folgende Punkte: 1) Specifisches Gewicht und Menge der festen Bestandtheile. Das specifische Gewicht bestimmt man entweder mit dem Aräometer (Urometer) oder im Piknometerfläschchen. Nach Neubauer's Ermittelungen erhält man ziemlich genau die in 1000 C. C. Harn enthaltene Menge an festen Stoffen, wenn man die drei letzten Stellen des auf 4 Decimalen bestimmten specifischen Gewichts mit 0,233 multiplicirt, ein Harn von 1,0134 specifischem Gewicht würde also z. B. in 1000 C. C. 31,22 Grm. feste Stoffe enthalten; doch gilt diese empirische Regel nur für normale Urine, nicht für solche, in denen das Mengeverhältniss der Bestandtheile erhebliche Abweichungen erleidet. Die Bestimmung des festen Rückstandes durch Trocknen bei erhöhter Temperatur wird wegen der Zersetzung mancher Harnbestandtheile leicht sehr ungenau; die bezüglichen Methoden vgl. bei Neubauer. 2) Harnstoff. Die Bestimmung der im Harn entleerten Harnstoffmenge hat, weil dieser Bestandtheil die Hauptausfuhrquelle des Stickstoffs der zersetzten Körperbestandtheile darstellt, eine ganz besondere Wichtigkeit. Da es sich hierbei in physiologischen Untersuchungen meistens um oft wiederholte Analysen handelt, so sind die gewichtsanalytischen Methoden der Harnstoffbestimmung nicht wohl anwendbar, und man bedient sich daher ausschliesslich der von Liebig angegebenen Titrirmethode. Sie gründet sich auf die Bildung des Niederschlags von salpetersaurem Quecksilber-Harnstoff, welcher entsteht, wenn man zu einer verdünnten Harnstofflösung eine Lösung von salpetersaurem Quecksilberoxyd zusetzt (S. 433). Aus dem zu untersuchenden Harn wird zunächst die Phosphorsäure entfernt, indem man von einer Barytlösung, welche 1 Vol. salpetersaure Barytlösung auf 2 Vol. Aetzbarytwasser enthält, 1 bis $1^1/_2$ Vol. (je nach der Concentration des Harns) zu 2 Vol. Harn setzt, filtrirt und nun zu einer abgemessenen (10 C. C. des ursprünglichen Harns entsprechenden) Menge des Filtrates die

zuvor mittelst einer reinen Harnstofflösung titrirte salpetersaure Hg-Lösung langsam aus einer Burette zuträufelt. Von Zeit zu Zeit wird ein Tropfen des Gemischs auf einem Uhrschälchen mit etwas Sodalösung in Berührung gebracht: sobald aller Harnstoff durch die Hg-Lösung ausgefällt ist, entsteht eine gelbe Färbung durch Abscheidung von basischem Salz und HgO. Die Hg-Lösung wird so titrirt, dass 1 C. C. 10 Milligr. Ū entspricht; die bis zum Eintritt der Endreaction verbrauchten C. C. mit 10 multiplicirt geben also unmittelbar den Harnstoffgehalt in 10 C. C. Harn. Die Methode leidet übrigens an zwei Mängeln. Erstens werden durch die Hg-Lösung auch andere Bestandtheile des Harns, wie Kreatinin, Extractivstoffe, gefällt; der sehr kleine Fehler, der so entsteht, kann jedoch, wie Voit gefunden hat, in der Regel vernachlässigt werden, indem gerade das Plus von Harnstoff, welches man auf diese Weise erhält, ungefähr dem N-Gehalt der andern N-haltigen Harnbestandtheile entspricht, so dass die Harnstofftitrirung zwar nicht genau die Harnstoffausscheidung, wohl aber die N-Ausscheidung durch die Nieren misst, eine Compensation, die übrigens, wie die Prüfungen von Schenk zeigen, nicht immer zutrifft *). Einen zweiten Fehler bedingt der Kochsalzgehalt des Harns, welcher die Bildung von $HgCl_2$ und einen entsprechenden Mehrverbrauch von Hg-Lösung veranlasst. Dieser Fehler kann nach Liebig mit hinreichender Genauigkeit corrigirt werden, wenn man für je 10 C. C. Harn 1,5 — 2,5 C. C. (je nach dem Gehalt an NaCl) von der verbrauchten Hg-Lösung abzieht. 3) Harnsäure. Ihre quantitative Bestimmung wird seltener ausgeführt. Man versetzt 200 C. C. Harn mit 5 C. C. HCl und lässt bei niedriger Temperatur 24 Stunden stehen; die ausgeschiedene Harnsäure wird dann auf ein Filter gebracht, ausgewaschen, getrocknet und gewogen. Man erhält hierbei immer zu geringe Ū-Mengen, weil eine vollständige Ausfällung derselben nicht stattfindet (Salkowsky) **). 4) Kochsalz. (Methode von Mohr.) Man benützt eine Lösung von salpetersaurem Silber, von der 1 C. C. 10 Milligr. NaCl (= 6,07 Cl) entspricht. Zu 10 C. C. Harn wird etwas neutrales chromsaures Kali hinzugefügt und dann die Titrirung vorgenommen: sobald alles Chlor ausgefällt ist, entsteht ein rother Niederschlag von chromsaurem Silberoxyd. Da das letztere im Harn etwas löslich ist, so ist die Methode ungenau; dieser Fehler kann dadurch corrigirt werden, dass man (bei einem Harn von mittlerer Concentration) von der verbrauchten Silberlösung 1 Ccm. abzieht. Besser noch verascht man zuvor die abgemessene Harnmenge unter Zusatz von chemisch reinem Salpeter, löst die Asche in Wasser mit etwas NO_3H, neutralisirt und nimmt dann die Titrirung vor. 5) Phosphorsäure. Als Titrirflüssigkeit dient eine Lösung von essigsaurem Uranoxyd, von der 1 Ccm. 0,005 Grm. PO_4H_3 entspricht. Man misst 50 Ccm. Harn ab, fügt 5 Ccm. einer aus essigsaurem Natron und Essigsäure gemischten Lösung hinzu (auf 1000 C. C. 100 Grm. essigsaures Natron und 100 C. C. Essigsäure), erhitzt auf dem Wasserbad und lässt die Uranlösung zuträufeln, bis ein Tropfen der Flüssigkeit auf einer Uhrschale mit Ferrocyankaliumlösung zusammengebracht eine rothe Färbung gibt; die Endreaction beweist, dass alle PO_4H_3 als phosphorsaures Uranoxyd ausgefällt ist. 6) Schwefelsäure. Die Bestimmung der Schwefelsäure kann, wie diejenige des Harnstoffs, als Maass für den Umsatz der Albuminate dienen. Man führt sie entweder in dem Wasser-

*) Schenk, Wiener Ber. Bd. 59.
**) Stadion, Ztschr. f. Biol Bd. 5. Salkowsky, Pflüger's Archiv Bd. 5.

auszug der Asche durch Fällung mit Chlorbaryum, Trocknen, Glühen und Wägen des Niederschlags aus (das gefundene Gewicht schwefelsauren Baryts mit 0,34335 multiplicirt gibt das in ihm enthaltene Gewicht SO_3), oder man wählt auch hier die Titrirung, indem man von einer BaCl-Lösung, von der 1 C. C. 10 Milligr. SO_3 entspricht, so lange zu 100 C. C. Harn, der mit etwas HCl versetzt ist und auf dem Wasserbad erhitzt wird, hinzufügt, bis in einer kleinen filtrirten Probe weder durch BaCl noch durch SO_4K_2 ein Niederschlag entsteht. Die Methode ist, wenn sie genaue Resultate geben soll, langwierig, weil wegen des durch die Filtratproben bedingten Verlustes immer mehrere Titrirversuche ausgeführt werden müssen. 7) Harnzucker. Die quantitative Bestimmung des Zuckers im Harn kann natürlich nur in den Fällen des pathologischen oder experimentellen Diabetes in Frage kommen. Man besitzt zu diesem Zweck drei Methoden: a) Circumpolarisation. Man ermittelt, nachdem der Urin in eine Beobachtungsröhre von bekannter Länge (100—200 Mm.) gebracht ist, die Rechtsdrehung und berechnet aus dem Drehungswinkel den Procentgehalt an Zucker. b) Gährung. Man versetzt eine abgemessene Quantität Harn mit ausgewaschener Hefe nebst etwas Weinsäure und ermittelt, nachdem die Gährung vollendet und alle CO_2 entwichen ist, den Gewichtsverlust. 48,49 CO_2 entsprechen 100 Traubenzucker. c) Titrirung. Zu dieser Methode, welche in Ermangelung eines guten Polarisationsinstrumentes die genaueste ist, dient eine Fehling'sche Kupferlösung, die durch Lösen von 34,639 Grm. krystallisirtem Kupfervitriol in 200 Wasser, von 173 Grm. krystallisirtem weinsaurem Natronkali (Seignettesalz) in 600 Grm. starker Natronlauge, Mischen beider Lösungen und Verdünnen zum Liter bereitet wird; 10 C. C. derselben entsprechen 0,05 Grm. Traubenzucker. Man misst 10 C. C. dieser Lösung ab und verdünnt sie auf das 5fache ihres Volums, bringt die Mischung in ein Kölbchen und erhitzt zum Kochen. Anderseits wird der zu untersuchende Harn auf das 10—20fache seines Volums (je nach dem Zuckergehalt) verdünnt und aus der Burette zur Kupferlösung so lange zugeträufelt, bis alles Kupfer zu Oxydul reducirt und daher die blaue Lösung farblos geworden ist. Auch für die qualitative Trommer'sche Zuckerprobe ist die Fehling'sche Lösung ein bequemes Hülfsmittel. Sie muss aber öfter frisch bereitet werden, und hat man sich immer zu überzeugen, ob eine länger aufbewahrte Lösung nicht an und für sich beim Kochen Cu_2O ausscheidet. 8) Albumin. Qualitativ weist man den Albumingehalt des Harns durch die auf S. 47 u. 48 angegebenen Eiweissreactionen nach. Zur quantitativen Bestimmung dient: a) die Wägung des coagulirten und getrockneten Albumins, wobei die Coagulation entweder durch Siedhitze nach Zusatz von wenig $\bar{A}$ oder durch Fällung mit einem Gemisch von concentrirter Carbolsäure und Alkohol (Méhu) geschieht, b) die Ermittelung der Linksdrehung am Polarisationsapparat, unter Zugrundelegung der specifischen Drehung des Serumalbumin, S. 50 (Hoppe-Seyler). Vor Ausführung der Untersuchungen auf Harnstoff, PO_4H_3, Zucker u. s. w. muss stets, wenn der Harn eiweisshaltig ist, das Albumin durch Coagulation und Filtriren entfernt werden *).

---

*) Méhu, chem. Centralbl. 1869. Hoppe-Seyler, chem. Analyse. 3. Aufl. Zu diesem ganzen §. vgl. Neubauer und Vogel, Harnanalyse. 6. Aufl.

§. 85. Absonderung des Harns und seiner Hauptbestandtheile.

Die mittlere tägliche Harnmenge schwankt zwischen 1000 und 2000 Grammen; die stündlich abgesonderte Menge variirt nach den Tageszeiten: sie steigt vom Morgen an bis zu einem Maximum, das sie in den Nachmittagsstunden erreicht, um dann allmälig wieder zu sinken. Im Verhältniss zu seinem Körpergewicht secernirt der kindliche Organismus mehr Harn als der erwachsene. Vom bestimmendsten Einflusse auf die Secretion ist die Nahrungszufuhr und namentlich die Wasseraufnahme; von ihr hängen auch die stündlichen Veränderungen grossentheils, doch nicht ausschliesslich ab, denn im Hungerzustand nimmt die Curve der stündlichen Schwankungen im wesentlichen denselben Verlauf, nur sind die Maxima und Minima einander mehr genähert, und die absolute Grösse der Absonderung sinkt beträchtlich. Im Allgemeinen kommt jede Vermehrung der Absonderung vorzugsweise auf Rechnung des secernirten Wassers, so dass der Procentgehalt an festen Bestandtheilen in Folge der Secretionssteigerung abnimmt. Dagegen steigt die absolute Menge der festen Stoffe, am meisten das Chlornatrium, etwas weniger der Harnstoff und die übrigen gelösten Bestandtheile.

J. Vogel hat aus zahlreichen Beobachtungen folgende Mittelzahlen für die tägliche Absonderung des Harns und seiner Hauptbestandtheile berechnet:

Harnmenge . . .	1500	Chlornatrium . .	16,5
Wasser	1440	Phosphorsäure . .	3,5
Feste Stoffe . . .	60	Erdphosphate . .	1,2
Harnstoff	35	Schwefelsäure . .	2,0
Harnsäure	0,75	Ammoniak . . .	0,65.

Säuremenge (auf Oxalsäure bezogen) 3,0.

Auf 1 Kilogr. Körpergewicht fand Scherer die tägliche Harnmenge beim 3jährigen Kinde = 47, beim Erwachsenen = 29,5 Grm. Bei 2stündigem Aufsammeln des Harns beobachtete Weigelin an sich selbst das Minimum früh Morgens 2—4 Uhr, das Maximum Nachmittags um dieselbe Stunde. Dazwischen lag noch ein schwächeres Sinken Morgens 8—12, ein schwächeres Steigen am Abend 10—12. An Hungertagen waren namentlich diese Nebenschwankungen sehr unbedeutend, die letzte fiel meistens ganz weg. Die Menge freier Säure wächst nach Klüpfel in Folge der Muskelarbeit, vorausgesetzt, dass nicht durch andere saure Secrete (den Schweiss) beträchtlichere Mengen freier Säure entfernt werden *).

In Bezug auf die Hauptbestandtheile, aus welchen die Absonderung des Harns sich zusammensetzt, sind 1) die stickstoffhaltigen Excretionsstoffe, deren wesentlichste Ausfuhrquelle der Harn ist, 2) die an Bedeutung zurücktretenden stickstofffreien Bestandtheile und 3) das Wasser und die Salze zu unterscheiden. Die Secretionsverhält-

*) Weigelin, Inauguraldiss. Tübingen 1869. Klüpfel, Hoppe-Seyler's med.-chem. Unters. 3. Vgl. übrigens a. Sawicki in Pflüger's Archiv Bd. 5.

nisse dieser drei Gruppen hängen übrigens wieder manchfach mit einander zusammen. Daran reihen wir 4) die Betrachtung des Absonderungsprocesses in der Niere, um schliesslich 5) den Mechanismus der Harnausscheidung in's Auge zu fassen.

1) Absonderung der stickstoffhaltigen Excretionsstoffe. a) Harnstoff. Der Mensch sondert unter normalen Verhältnissen 22—36 Gramme Harnstoff täglich ab. Die Schwankungen sind hauptsächlich von der Art und Menge der Nahrung abhängig. Bei Entziehung derselben vermindert sich der Harnstoff, erscheint aber bis zum eintretenden Hungertod. Stickstoffreiche Nahrung, namentlich aus Albuminaten und Leim oder leimgebendem Gewebe, steigert seine Ausscheidung bis zu einem Maximum, von welchem an sie ziemlich constant bleibt. Zusatz von Kohlehydraten oder von Fett und Kohlehydraten zu solcher Nahrung bewirkt dagegen eine Verminderung derselben; Fett allein hat nicht diese Wirkung. Fett und Kohlehydrate als ausschliessliche Nahrung oder selbst mit einem geringen Beisatz von Albuminaten vermindern die Harnstoffausscheidung beträchtlicher als die vollständige Entziehung der Nahrung. Reichliches Trinken erniedrigt zwar den Procentgehalt des Harns an Harnstoff, vermehrt aber die abgesonderte Harnmenge in ungleich höherem Grad, so dass die Harnstoffausscheidung in Folge dessen zunimmt. Auch Kochsalzzusatz vermehrt die Absonderung; denselben Einfluss haben andere Mittelsalze, z. B. Salpeter. Die Aufnahme von gemischter Nahrung pflegt nach kurzer Zeit die Harnstoffausscheidung zu steigern, diese erreicht nach einigen Stunden ihr Maximum und sinkt dann wieder. Hiervon sind grösstentheils die regelmässigen Schwankungen der Harnstoffausscheidung mit den Tageszeiten abhängig. Diese Schwankungen zeigen einen ähnlichen Verlauf wie die Schwankungen in der Menge des abgesonderten Harns, indem Maximum und Minimum der Harnstoffausscheidung mit Maximum und Minimum der Harnabsonderung sehr nahe zusammenfallen. Doch zeigt die Harnstoffentleerung unabhängig von der Nahrungsaufnahme ähnliche periodische Schwankungen. Muskelbewegungen haben nach Voit keinen erheblichen Einfluss auf die Absonderung. Meistens beobachtet man zwar eine Vermehrung derselben, es scheint aber, dass hierbei hauptsächlich secundäre Momente (wie Veränderungen der Nahrung oder der aufgenommenen Wassermenge) wirksam sind. Wo alle übrigen Bedingungen unverändert bleiben, da scheint auch die Harnstoffausscheidung keine oder doch nur sehr unbedeutende Schwankungen zu zeigen.

Ueber den Einfluss der hier aufgeführten Ernährungsverhältnisse auf die Harnstoffabsonderung haben die Beobachtungen von Lassaigne, Vogel, Frerichs, Scherer, Lehmann, Becher, C. Schmidt, Bischoff und Voit Aufschluss gegeben. Scherer fand bei einem Irren, der mehrere Wochen lang gehungert hatte, noch eine tägliche Harnstoffausscheidung von 9,5 Grm. Rücksichtlich des Einflusses stickstoffhaltiger Nahrung beobachteten Bidder und Schmidt, dass 1 Kilogr. Katze bei 44 Grm. Fleisch täglich nur 2,9 Grm.

Harnstoff, bei 70 Grm. Fleisch 5,2 und bei 108,8 Grm. Fleisch 7,7 Grm. Harnstoff entleerte. Den Einfluss einer Beimengung von fett- und amylumhaltiger Nahrung zum Fleisch haben Bischoff und Voit festgestellt. Die von Kaupp beobachtete Wirkung der Kochsalzzufuhr ist kaum anders als aus einer Veränderung der Diffusionsbedingungen in den Nieren zu erklären. Wöhler, Frerichs und Neubauer beobachteten ferner eine Vermehrung der Harnstoffausscheidung nach Aufnahme von Harnsäure (vgl. unten b). Glycin und Taurin sollen sich nach Horsford sowie nach Küthe und Heynsius im Blute in Harnstoff und Zucker spalten und daher ebenfalls die Harnstoffausscheidung steigern. Nach den chemischen Beziehungen dieser Körper ist dies sehr auffallend und bedarf jedenfalls der näheren Bestätigung. Die täglichen Schwankungen der Harnstoffausscheidung sind von Becher, Voit, Draper und Weigelin verfolgt worden. Dieselben werden, ähnlich wie die Schwankungen der Harnmenge, auch noch im Hunger beobachtet, doch in geringerem Grade. Während der Nacht wird am wenigsten Harnstoff abgesondert. Das Maximum der Secretion liegt 3 — 5 Stunden nach der Hauptmahlzeit. In Uebereinstimmung hiermit stehen die Beobachtungen von Panum, welcher bei Hunden stündlich den secernirten Harn durch den Katheter aus der Blase entleerte. Er fand, dass in der ersten Stunde nach aufgenommener Fleischnahrung noch kaum eine Steigerung der Secretion des Harnstoffs zu bemerken war, dass diese aber in der 2.—3. Stunde begann. Schneller trat die Steigerung ein, wenn gleichzeitig Schwarzbrod gereicht wurde, wahrscheinlich wegen der in diesem Fall rascheren Verdauung. Dagegen wurde die Gesammtmenge der Harn- und Harnstoffsecretion durch den Zusatz von Brod und noch mehr durch den von Fett zum Fleische verringert. Eine Vermehrung der Harnstoffausscheidung durch Muskelarbeit ist früher von C. G. Lehmann, Simon u. A. behauptet worden. Erst die Versuche von Voit sind aber rücksichtlich der Nebenwirkung anderer die Harnstoffausscheidung bestimmender Momente einwurfsfrei. Derselbe liess einen Hund abwechselnd ruhen und an einem Tretrade laufen; die an letzterem geleistete Arbeit konnte auf 150,000 Kilogr.-Met. täglich geschätzt werden. In den zwei ersten Versuchsreihen wurde der Hund mit Fleisch ernährt: es ergab sich dabei ohne Arbeit eine Ausscheidung von 109—110 Grm., mit Arbeit von 114—117 Grm. Harnstoff. In zwei andern Versuchsreihen hungerte der Hund: dabei schied er ohne Arbeit 10,8—14,3, mit Arbeit 12,3—16,6 Grm. Harnstoff aus. Die Steigerung der Harnstoffausscheidung ist sonach, namentlich im Verhältniss zur eminenten Zunahme der CO_2-Ausathmung, fast verschwindend klein. Zu einem ähnlichen negativen Resultate gelangte Schenk bei Versuchen am Menschen *).

---

*) Lehmann, physiol. Chemie, Bd. 2. Bischoff, der Harnstoff als Maass des Stoffwechels, 1853. Becher, Studien über Respiration, 1855. Kaupp, Archiv f. physiol. Heilk. Bd. 14. Wöhler u. Frerichs, Ann. der Chemie u. Pharmacie, Bd. 65. Neubauer, ebend. Bd. 99. Voit, physiol.-chem. Unters. 1857. Bischoff u. Voit, die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers, 1860. Küthe u. Heynsius, Studien des physiol. Instituts zu Amsterdam, 1861. Draper, Schmidt's Jahrbücher der ges. Med. Bd. 92. Panum, Jahresber. von Schwalbe und Hofmann, 1874. Schenk, Archiv f. exper. Pathol. Bd. 2.

Der Harnstoff ist das letzte stickstoffhaltige Ausscheidungsproduct des thierischen Haushalts. Jedenfalls durchlaufen die N-haltigen Gewebs- und Nahrungsbestandtheile gewisse Zwischenstufen, bevor sie in Harnstoff übergehen. Doch sind diese Zwischenstufen noch keineswegs mit Sicherheit nachgewiesen. Von vielen der zusammengesetzteren N-haltigen Excretionsstoffe, Kreatin, Kreatinin u. a., welche man als Vorstufen des Harnstoffs betrachtete, ist dies sehr zweifelhaft geworden. Nur von der Harnsäure lässt sich theils wegen der nahen Beziehungen ihrer Secretion zur Harnstoffabsonderung (s. b), theils wegen der vermehrten Harnstoffausscheidung, die man nach Harnsäurezufuhr beobachtet, eine weitere Oxydation zu Harnstoff voraussetzen. Nicht minder unsicher ist man noch über den Ort der Harnstoffbildung. Nach der verbreitetsten Annahme soll der Harnstoff, nachdem er durch die Oxydation der stickstoffhaltigen Materien an den verschiedensten Orten entstanden ist, durch die Nieren bloss aufgesammelt und ausgeschieden werden. Für diese Vermuthung sprechen überdies die Ergebnisse vieler Versuche über die Exstirpation der Nieren, als deren Erfolg man in der Regel grössere Ansammlung des Harnstoffs im Blute und Ausscheidung durch andere Secrete (Magen, Darm, Schweiss) oder durch die Lungen, im letzteren Fall nach vorheriger Zersetzung in kohlensaures Ammoniak, beobachtet. Anderseits hat man gefunden, dass dieser ganze Symptomencomplex der Urämie (Harnstoffansammlung im Blute), wie er als Folge von Nierendegenerationen auch beim Menschen vorkommt, durch die Ausführung der Nephrotomie oder die Unterbindung der Nierenarterien in viel geringerem Maasse zur Erscheinung kommt als nach der Unterbindung der Ureteren (Oppler, Zalesky). Die Beweiskraft dieser Versuche ist aber sehr zweifelhaft, da bei nephrotomirten Thieren grosse Mengen von Harnstoff theils durch den Darm, theils durch die Haut entfernt werden, welche letztere vicariirend für die Nieren einzutreten scheint (Meissner, Voit); trotzdem fand Voit im Blute wie in den Organen die Harnstoffmenge nach der Nephrotomie vermehrt. Hiernach ist kaum zu bezweifeln, dass die Hauptmasse des Harnstoffs der Niere durch das Blut zugeführt und bloss in ihr ausgeschieden wird, wobei aber allerdings nicht ausgeschlossen bleibt, dass die Harnstoffbildung aus minder oxydirten Zersetzungsproducten sich theilweise auch noch in diesem Organ vollzieht. Ueber die Betheiligung der verschiedenen andern Gewebe und Organe an der Harnstoffbildung gibt der Harnstoffgehalt ihrer Extracte einigen Aufschluss. Hier spricht nun auf der einen Seite der Umstand, dass Spuren von Harnstoff im Blut und in fast allen Gewebssäften gefunden sind für eine sehr verbreitete Entstehung dieses Körpers. Anderseits weist aber der auffallend höhere Harnstoffgehalt gewisser Organe auf ihre vorzugsweise Betheiligung hin. In letzterer Beziehung ist bemerkenswerth, dass, während in den Muskeln, deren Eiweissstoffe häufig als Hauptquelle des Harnstoffs angesehen wurden, im Allgemeinen dieser Bestandtheil nicht nachweisbar ist, dagegen die Leber auffallend grosse Mengen desselben führt (Meissner).

Was die Muskeln betrifft, so stimmt diese Thatsache auch mit der Beobachtung überein, dass die Function der Muskeln die Harnstoffbildung nicht merklich vermehrt. Gerade die Eiweissstoffe des Muskels scheinen also nicht oder nur wenig Harnstoff, in grösserer Menge andere N-haltige Excretionsstoffe (Kreatin, Kreatinin) zu liefern, während der hohe Harnstoffgehalt der Leber, bei der bedeutenden Blutzersetzung, welche in diesem Organ stattfindet, auf einen Ursprung des Harnstoffs aus zersetzten Blutbestandtheilen hindeutet. Ob aber mehr die Blutkörper oder die Eiweissstoffe des Plasmas (vielleicht auch die in das letztere übergegangenen Peptone) als Quellen des Harnstoffs zu betrachten sind, müssen weitere Untersuchungen entscheiden.

Als Vorstufen des Harnstoffs hat man lange Zeit namentlich das Kreatin und Kreatinin angesehen und dafür angeführt, dass nach der Nephrotomie neben dem Harnstoff- der Kreatingehalt der Muskeln und anderer Organe vermehrt sei (Ph. Munk, Zalesky, Ssubotin); man glaubte daher, der Niere würden die N-haltigen Excretionsstoffe in Form jener vorzugsweise im Muskel gebildeten Vorstufen zugeführt, und in der Niere würden dieselben dann zu Harnstoff oxydirt. Hiergegen haben Meissner und Voit mit Recht bemerkt, dass die Kreatinaufspeicherung nach der Nephrotomie nichts beweist, weil durch letztere Operation eben auch die Ausscheidung dieses Bestandtheils verhindert wird. Anderseits aber sprechen die unten über die physiologischen Verhältnisse der Kreatin- und Kreatininausscheidung bemerkten Thatsachen durchaus gegen eine solche Umwandlung. Das nämliche gilt von andern N-haltigen Excretionsstoffen, z. B. vom Leucin und Tyrosin, bei denen nicht einmal chemische Beziehungen ein derartiges Verhältniss wahrscheinlich machen. In gewissen pathologischen Fällen, wo die Leber abnorme Mengen von Leucin und Tyrosin erzeugt (bei acuter gelber Atrophie), erscheinen diese Körper unverändert im Harn wieder.

Urämie. Wird die Ausscheidung der Harnbestandtheile aus dem Blute längere Zeit verhindert, so treten in der Regel Bewusstlosigkeit und allgemeine Krämpfe ein, welche den Tod zur Folge haben. Diese Symptome, welche man als urämische Erscheinungen bezeichnete, hatte man früher schon auf eine vergiftende Wirkung des Harnstoffs zurückgeführt, bis Frerichs u. A. zeigten, dass ziemlich beträchtliche Mengen von Harnstoff und selbst von filtrirtem Harn ohne gefährliche Folgen in das Blut injicirt werden können. Frerichs und Lehmann stellten daher die Hypothese auf, der Harnstoff werde bei seiner Zurückhaltung im Blute durch ein Ferment in kohlensaures Ammoniak zersetzt, das die vergiftende Wirkung ausübe, und das sie in der Ausathmungsluft in vermehrter Menge zu finden glaubten. Durch die Untersuchungen verschiedener Beobachter (Oppler, Kühne und Strauch, Voit) wurde jedoch letzteres Resultat nicht bestätigt: im Blute urämisch gemachter Thiere wurde entweder kein NH_3 oder nicht mehr als im normalen Blute gefunden. Manche sahen sich daher nach andern Harnbestandtheilen als den Ursachen der Urämie um: so leitete z. B. Traube dieselbe aus einem Wassererguss in die Gehirnventrikel ab, er betrachtete sie als acutes Gehirnödem. Endlich hat Voit darauf aufmerksam gemacht, dass die Urämie vorzugsweise dann zu Stande kommt, wenn bei Nephrotomie oder Functionsstörungen der Nieren die Ausscheidung des Harnstoffs durch den Darm be-

hindert ist. Letzteres tritt aber vorzugsweise dann ein, wenn dem Blut nicht die erforderliche Wassermenge zugeführt wird, da der Harnstoff, ähnlich wie die Neutralsalze, einer gewissen Quantität Wassers zu seiner Ausscheidung bedarf. Hiermit stimmt überein, dass in der Cholera, in welcher bedeutende Wasserausscheidungen durch den Darm stattfinden, häufig urämische Erscheinungen beobachtet werden. Darnach gewinnt die ursprüngliche Theorie, welche unmittelbar in der Harnstoffanhäufung die Ursache der Urämie sieht, wieder an Wahrscheinlichkeit. Aehnlich dem Harnstoff werden sich aber wohl die andern Excretionsstoffe des Harns, Harnsäure, Kreatinin, Extracte, ja vielleicht selbst das Chlornatrium, verhalten. Sobald diese Bestandtheile in ungewöhnlich grossem Procentgehalt im Blute sich anhäufen, bedingen sie ähnliche Erregungen der Nervencentren, wie sie bei der Ansammlung der Oxydationsproducte in Folge behinderter Athmung beobachtet werden (S. 413), die Urämie hat in dieser Beziehung ihre nächste Analogie in den Erstickungserscheinungen.

Während die frühere Physiologie die Niere als die Bildungsstätte des Harnstoffs wie aller andern Hauptbestandtheile betrachtete, ist, seit Prévost und Dumas zuerst 1823 die Nephrotomie ausführten, die entgegengesetzte Anschauung, nach der dieses Organ rein als Ansammlungs- und Filtrirapparat functioniren sollte, allgemein geworden. Neuerdings haben dann auf Hoppe's Veranlassung Oppler und Zalesky die Folgen der Nephrotomie von neuem geprüft, und namentlich der Letztere sah sich durch seine Versuche veranlasst, die Harnstoffbildung als eigentliche Drüsenfunction der Niere hinzustellen. Dagegen wurde durch die Arbeiten von Meissner und Voit wieder die Prévost'sche Ansicht in den Vordergrund gerückt. Zwischen diesen beiden Forschern besteht aber die Differenz, dass Voit den Muskelstoffwechsel als die Hauptquelle des Harnstoffs betrachtet, während Meissner, auf die unsichere Begründung dieser Annahme hinweisend, theils andere Organe, namentlich die Leber, theils das Blut als den Hauptort der Harnstoffbildung ansieht, die er aus der Zersetzung der Blutkörper ableitet. Fick hat neuerdings die Vermuthung geäussert, es möchten sich die in das Blutplasma gelangten Peptone an der Harnstoffbildung betheiligen, doch gelang es ihm vorerst nicht, entscheidende Beweise für diese Hypothese beizubringen, welche auf die aus andern Gründen angeregten Zweifel über die gewöhnlich angenommene physiologische Function der Peptone sich stützt (S. 221). Dass der Harnstoff aus Blutbestandtheilen hervorgehe, ist übrigens schon früher von einzelnen Physiologen (Lehmann, C. Schmidt) angenommen worden. Bischoff und Voit haben eine solche Entstehungsweise als Luxusconsumtion bezeichnet, indem sie damit die Zwecklosigkeit einer derartigen Zersetzung im Blute andeuten wollten, wie sie denn auch das Stattfinden einer Luxusconsumtion leugneten. Einen derartigen Unterschied zwischen dem Blut und den übrigen Geweben und Gewebssäften zu statuiren, scheint uns aber durchaus willkürlich, und nichts spricht für die Behauptung, dass die im Blut stattfindenden Spaltungen und Oxydationen zwecklos oder ein Luxus seien. Die Kraftausgaben des Organismus stammen zu einem grossen Theil aus chemischen Zersetzungen, die im Blute vor sich gehen, wie namentlich die Vorgänge der inneren Athmung beweisen (s. S. 405 u. f. sowie die Physiologie der Muskeln §. 104)*). Uebrigens spricht auch die Geschwindigkeit, mit der nach Eiweiss-

*) Prévost et Dumas, ann. chim. et phys. 1823. Frerichs, Archiv für physiol. Heilk. 1851. Traube, med. Centralztg. 1861. Zalesky, über

zufuhr die Harnstoffausscheidung vermehrt wird (S. 447), dafür, dass ein nicht unbeträchtlicher Theil des Harnstoffs im Blute direct aus dem aufgenommenen Nahrungseiweiss entsteht.

b) Harnsäure. Die Menge der täglich ausgeschiedenen Harnsäure beträgt im Mittel 1,183 Grm. Sie ist am grössten bei Fleischnahrung und nimmt ab bei vegetabilischer Diät (Meissner und Jolly). Durch reichliches Wassertrinken soll sie ebenfalls abnehmen (Genth), in Folge von Muskelarbeit aber vermehrt werden (H. Ranke). Sehr reich an Harnsäure ist der Harn der Säuglinge, und die geraden Harncanälchen der Säuglingsniere findet man häufig von harnsauren Salzen angefüllt. Grössere Mengen werden ferner in fieberhaften Zuständen (Urina febrilis), bei gewissen Stoffwechselstörungen (Gicht, Verdauungsstörungen), sowie bei Behinderungen der Respiration abgesondert. In solchen Fällen pflegen sich harnsaure Salze und zum Theil freie Harnsäure als Sedimente niederzuschlagen (S. 441).

Die Harnsäure ist neben dem Harnstoff das wichtigste Oxydationsproduct der stickstoffhaltigen Körperbestandtheile. Sie ist ein unvollständigeres Oxydationsproduct als der Harnstoff und geht in der Regel vor der Ausscheidung aus dem Körper in diesen über (s. oben a). Die im Harn secernirte Harnsäure ist also nur der nicht vollständig oxydirte Rest dieses im Säugethierorganismus im Allgemeinen bloss eine Uebergangsstufe des Oxydationsprocesses darstellenden Körpers. Bei den Vögeln und Schlangen dagegen bleibt die Umsetzung der Eiweisskörper grösstentheils auf der Harnsäurestufe stehen, und diese tritt dann in überwiegender Menge in dem Harn auf. Da die Harnsäure in vielen Organen und, namentlich bei Vögeln, auch im Blute nachgewiesen ist, so wird sie wohl zum grössten Theil nicht erst in der Niere gebildet, sondern nur durch dieselbe ausgeschieden. Zalesky beobachtete zwar, dass die nach der Nephrotomie bei Schlangen an einzelnen Körpertheilen entstehenden abnormen Harnsäureablagerungen unbedeutender sind als diejenigen, welche nach der Unterbindung der Ureteren sich bilden. Diese Beobachtungen sind jedoch für eine Harnsäurebildung in der Niere nicht beweisend, theils weil die Thiere nach der Ureterenunterbindung länger als nach der Nephrotomie leben, theils weil nach der ersten Operation die in die Harncanälchen schon ausgeschiedene Harnsäure wieder aufgesogen und anderwärts abgelagert werden kann.

Da die Harnsäure auch künstlich durch Oxydationsmittel (Bleisuperoxyd) Harnstoff, Oxalsäure, Allantoin und $\Theta\Theta_2$ liefert, so ist die Entstehung dieser Körper aus der $\overline{U}$ innerhalb des thierischen Organismus leicht erklärlich. Sie erfolgt nach folgenden Zersetzungsformeln:

---

den urämischen Process, Tübingen 1865. Meissner, Zeitschr. für rat. Med. 3. R. Bd. 26 u. 31. Voit, Zeitschr. f. Biologie, Bd. 4. Fick, Pflüger's Archiv Bd. 5.

$$C_5H_4N_4O_3 + 3H_2O = 2(CH_4N_2O) + C_2H_2O_4\ (\overline{Ox}) + CO_2$$
$$+$$
$$C_5H_4N_4O_3 + H_2O + O = C_4H_6N_4O_3\ (\text{Allant.}) + CO_2.$$

Entsprechend der ersten dieser Zersetzungsformeln sah Wöhler nach dem Einnehmen von Harnsäure neben der Zunahme des Harnstoffs Oxalsäure im Harn auftreten. Allantoin fand Meissner bei animalischem Futter regelmässig im Katzen- und Hundeharn neben Harnsäure; ebenso ist die letztere immer, wie es scheint, von Körpern der Xanthingruppe (s. S. 434) begleitet. Die Entstehung der Harnsäure selbst ist aber noch dunkel. Ausser bei febrilen Zuständen fand man auch bei Milzschwellungen und Leukämie eine Harnsäurevermehrung (Hofmann, Salkowsky). Ranke brachte daher die normale $\overline{U}$-Steigerung während der Verdauung mit der Milzschwellung in Zusammenhang und fasste die Milz als Organ der Harnsäurebildung auf. Doch konnte Bartels in verschiedenen Fällen von Leukämie und Milzschwellung keine vermehrte $\overline{U}$-Ausscheidung auffinden. Febrile Zustände führen nach B. nur dann vermehrte Harnsäureausscheidung mit sich, wenn sie mit Respirationsstörungen verbunden sind*).

c) Hippursäure. Sie kommt im Harn des Menschen und der Fleischfresser in so geringer Menge vor, dass die tägliche Ausscheidung nach Meissner nur 0,08—0,1 Grm. beträgt; dieselbe steigt etwas nach dem Genuss vegetabilischer Nahrungsmittel, namentlich aber der Benzoësäure und anderer zur Benzoylreihe gehöriger oder ihr verwandter Körper (Zimmtsäure, Chinasäure). Weit reicher ist der Harn der pflanzenfressenden Säugethiere an dieser Säure. Nach Meissner und Shepard sind hier die Cuticularsubstanzen der Pflanzennahrung das Material, aus welchem die Hippursäure hervorgeht. Da die Hippursäure eine mit Glycin gepaarte Benzoësäure ist (S. 71), so erklärt sich ihre Entstehung bei der Zufuhr von Benzoylkörpern. Wenn ferner, wie Meissner vermuthet, die Cuticularsubstanz der Pflanzen aus einer der Chinasäure verwandten Atomgruppe ($C_7H_{12}O_6$?) zusammengesetzt ist, so würde auch die Hippursäure im Körper der Pflanzenfresser auf analoge Weise, nämlich zunächst durch eine Reduction jener Atomgruppe zu Benzoësäure und dann durch Paarung der letzteren mit dem als Zersetzungsproduct stickstoffhaltiger Gewebe erzeugten Glycin sich bilden. Da das Glycin hauptsächlich in der Leber entsteht (§. 76), so liegt es nahe, die Leber als das Organ der Hippursäurebildung anzusehen. In der That fanden Kühne und Hallwachs, dass Thiere, denen man Benzoësäure zuführt, nach Exstirpation der Leber nur noch ungepaarte Benzoësäure im Harn secerniren. Anderseits konnten jedoch Meissner und Shepard im normalen Blut und im Blut nephro-

---

*) Frerichs und Wöhler, Ann. der Chem. u. Pharm. Bd. 65. H. Ranke, über Ausscheidung der Harnsäure, 1858. Zalesky a. a. O. Bartels, deutsches Archiv f. klin. Med. Bd. 1. Meissner, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 31. Salkowsky, Virchow's Arch. Bd. 50. Hofmann, Wiener med. Wochenschr. 1870.

tomirter Pflanzenfresser keine Hippursäure nachweisen: diese Forscher sind daher geneigt, die Niere als den Ort der Hippursäurebildung zu betrachten. Da sie aber nach der Zufuhr von Benzoësäure bei nephrotomirten Thieren Hippursäure im Blute vorfanden, so muss immerhin die Möglichkeit einer Paarung der Benzoësäure mit Glycin ausserhalb der Niere statuirt werden.

Der Bildung der Hippursäure können bei dem Genuss von Körpern der Benzoylreihe dreierlei chemische Processe zu Grunde liegen: 1) bei der Aufnahme von Benzoësäure ($C_7H_6O_2$) eine einfache Paarung mit Glycin unter Austritt von H_2O (S. 71), 2) bei der Aufnahme von Zimmtsäure ($C_9H_8O_2$) eine dieser Paarung voraufgehende Oxydation, 3) bei der Aufnahme von Chinasäure ($C_7H_{12}O_6$) und Cuticularsubstanz eine vorangehende Reduction. Nach Meissner soll bei Pflanzenfressern nach der Fütterung mit grünen Pflanzentheilen nicht immer Hip im Harn, sondern unter Umständen statt dessen Bernsteinsäure und viel Harnstoff erscheinen. Nach Nencki ist aber die von M. beobachtete Säure wahrscheinlich nicht Bernsteinsäure, sondern Phtalsäure ($C_8H_6O_4$), welche auch bei künstlicher Oxydation der Benzoësäure entstehen kann. Nach den Beobachtungen von Meissner und Shepard scheint die Muskelruhe der Thiere dieser oxydirenden Richtung des Stoffwechsels im Pflanzenfresserorganismus günstig zu sein. Die Angabe Kühne's, dass nach dem Genuss von Bernsteinsäure im Harn Hip auftritt, konnten M. und Sh. nicht bestätigen. — Abweichend von der Bildung aus Benzoylkörpern ist wahrscheinlich die Entstehung der geringen Mengen von Hip, die normaler Weise im Harn des Menschen und der Fleischfresser auftreten. Da sich in der Nahrung derselben keine unmittelbaren Muttersubstanzen der Benz nachweisen lassen, so scheint diese hier als Zersetzungsproduct der stickstoffhaltigen Gewebsbestandtheile zu entstehen. Dem entspricht, dass nicht nur bei der künstlichen Oxydation der Eiweissstoffe Körper der Benzoylreihe (Benzamid u. a.) auftreten, sondern solche wahrscheinlich auch im Organismus aus der Zersetzung der stickstoffhaltigen Gewebebildner hervorgehen, z. B. Tyrosin (s. S. 77); doch scheint das Tyrosin selbst keine Muttersubstanz der Hippursäure zu sein. Im Harn der Hühner, welche in der Niere niemals Hippursäure ausscheiden, konnte Shepard auch nach Darreichung von Benzoësäure keine nachweisen. Die von Meissner gefundene Abhängigkeit der Hippursäureausscheidung der Pflanzenfresser von ihrer Ernährungsweise ist durch die Versuche von Harten, Hofmeister u. A. bestätigt worden *).

Wie die Benzoësäure sich im Thierkörper zu Hippursäure paart, so können beim Einverleiben anderer Säuren der aromatischen Gruppe andere analog constituirte Glycinpaarlinge auftreten: so liefert z. B. die Anissäure eine N-haltige Anisursäure, Chlor- und Amidobenzoësäure erscheinen als Chlor- und Amidohippursäure wieder; ebenso verhalten sich die Nitrosubstitutionsproducte. Darnach scheinen alle Säuren, in denen 1 Atom H des Benzolkerns durch die Gruppe CHO_2 (Radical

---

*) Kühne und Hallwachs, Virchow's Archiv Bd. 12. Meissner und Shepard, das Entstehen der Hippursäure, 1866, und Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 31. Hofmeister, landwirthsch. Versuchsst. 1866. Harten, Dissert. Dorpat 1869.

der Ameisensäure) ersetzt ist, sich in entsprechende Hippursäuren umzuwandeln. Diejenigen Säuren dagegen, welche eine complicirtere Seitenkette enthalten (z. B. Zimmtsäure, Mandelsäure), scheinen zu zerfallen und als Oxydationsproduct der Seitenkette zunächst Benzoësäure zu liefern, worauf gewöhnliche Hippursäure im Harn erscheint, manchmal vielleicht mit der höheren Hippursäure des ursprünglichen Säureradicals gemengt (Schultzen und Gräbe). Auch mehrere Kohlenwasserstoffe erzeugen in Folge von Oxydation Hippursäure oder ihr homologe Glycinpaarlinge. So erscheint Toluol (C_7H_8) als Hippursäure wieder, wird also offenbar zuerst zu Benzoësäure ($C_6H_7O_2$) oxydirt, worauf diese sich mit Glycin paart. Xylol (C_8H_{10}) wird zu Toluylsäure ($C_8H_8O_2$) oxydirt, die sich in eine der Hippursäure homologe Säure (Tolursäure $C_{10}H_{10}NO_3$) umwandelt. Dagegen kann das Benzol (C_6H_6) selbst keine Paarung mit Glycin eingehen, sondern es erscheint einfach zu Phenol (C_6H_6O) oxydirt. Es verbinden sich also erst diejenigen Kohlenwasserstoffe, bei denen in dem Benzolkern H durch Methyl (CH_3) ersetzt ist, im Organismus mit Glycin (Schultzen und Naunyn*).

d) Kreatin und Kreatinin. Die täglich ausgeschiedene Kreatininmenge beträgt nach Neubauer 0,85—1,12 Grm., die Kreatinmenge ist geringer und wechselnder, im Maximum fand Voit 0,5 Grm. täglich. Die Absonderung dieser Bestandtheile ist wesentlich von der Ernährung abhängig. Bei wachsender Fleischzufuhr nimmt die Menge beider proportional der im Fleisch genossenen Kreatinmenge zu. Bei Ausschluss des Fleisches sinkt dieselbe auf ein Minimum. Dagegen wird im Hunger durch den Verbrauch der eigenen Fleischsubstanz der hungernden Thiere fortwährend Kreatin und Kreatinin abgesondert. Muskelarbeit vermehrt diese Bestandtheile nicht merklich. Die angeführten Thatsachen machen es unzweifelhaft, dass, abgesehen von der in der Regel stattfindenden Umwandlung eines grossen Theils des Kreatins in Kreatinin, beide Stoffe keine Veränderung im Stoffwechsel erfahren. Dem entspricht auch, dass in der Nahrung dargereicht oder in die Venen injicirt das Kreatin und Kreatinin zum grössten Theil im Harn wieder erscheinen.

Bei einem Hunde von 35 Kilo Gewicht fand Voit die tägliche Kreatin- und Kreatininausscheidung im Hunger durchschnittlich = 0,79, bei 500 Grm. Fleisch = 2,5, bei 1500 Fleisch = 5,5 Grm. Zusatz von Fett, Stärke oder Leim änderte daran nichts. Nach Einnahme von Kreatin glaubte Ph. Munk auch den Harnstoffgehalt des Harns vermehrt zu finden; doch geht dies nicht mit Sicherheit aus seinen Analysen hervor, während sowohl bei ihm wie in den Versuchen von Meissner über Injection von Kreatin in's Blut der Kreatiningehalt des Harns deutlich zunahm. In febrilen Zuständen hat man zuweilen neben der Harnsäure auch das Kreatinin vermehrt gefunden (Bartels). Dies kann von der erhöhten Consumtion der eigenen Muskelsubstanz herrühren; jedenfalls ist daraus nicht zu schliessen, dass das Kreatinin eine Vorstufe des Harnstoffs sei.

*) Schultzen und Gräbe, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1867. Sch. und Naunyn, ebend. Nencki, ebend. 1870. Bertagnini, Ann. Chem. u. Pharm. Bd. 78.

e) Harnfarbstoffe. Die gelben oder rothen Harnfarbstoffe hat man früher direct vom Blutfarbstoff abgeleitet und angenommen, dass sie aus diesem in den Nieren entständen. Durch den Nachweis der Identität des Urobilin, mit welchem die übrigen ähnlich gefärbten Stoffe wahrscheinlich zusammenhängen, mit einem Oxydationsproduct des Bilirubin (S. 437) ist es aber wahrscheinlich geworden, dass die gelben Harnfarbstoffe zunächst aus einer Oxydation der Gallenfarbstoffe hervorgehen; ob diese Umwandlung in der Blutbahn oder erst in der Niere stattfindet, ist nicht ermittelt. Andern Ursprungs ist das im Harn spurweise auftretende Indican. Da dieser Körper im Blute nicht nachgewiesen ist, so muss man wohl annehmen, dass er erst in der Niere auf unbekannte Weise entsteht; ähnlich wie auch in einigen andern sich rasch zersetzenden thierischen Secreten, im Schweisse, im Pankreassaft, Körper der Indigoreihe spurweise beobachtet sind.

2) Absonderung der stickstofffreien Harnbestandtheile. Von viel geringerer Wichtigkeit als die stickstoffhaltigen Excretionsstoffe sind die stickstofffreien organischen Bestandtheile des Harns. Sie sind im Allgemeinen Nebenproducte der Zersetzung, welche nur dann in erheblicher Menge im Harn auftreten, wenn ihre vollständige Oxydation und die Entfernung der letzten Oxydationsproducte in den respiratorischen Ausscheidungen irgendwie gehindert ist. Meistens ist das Auftreten einzelner stickstofffreier Bestandtheile in grösserer Menge zugleich von Veränderungen in dem Mengeverhältniss der stickstoffhaltigen Excretionsstoffe begleitet. So trifft man in dem Diabetes neben der enormen Zuckerausfuhr eine Harnstoffvermehrung, entsprechend der Thatsache, dass hierbei der Zucker sehr wahrscheinlich aus einer Spaltung stickstoffhaltiger Gewebsstoffe in der Leber seinen Ursprung nimmt (vgl. §. 76).

Noch wenig aufgeklärt sind die Ursachen der krankhaften Oxalurie, der abnorm reichlichen Ausscheidung von oxalsaurem Kalk, wie sie bei Catarrhen der Harnblase und anderer Schleimhäute, Digestionsstörungen u. s. w., zuweilen beobachtet wird. Oft scheint in der Oxalurie auch die Harnsäure vermehrt zu sein: dies könnte darauf hindeuten, dass zunächst eine vermehrte Bildung von Harnsäure und dann ein Zerfall der Harnsäure in Oxalsäure und Harnstoff (S. 452) in umfangreicherem Maasse als gewöhnlich stattfindet.

3) Absonderung des Wassers und der Salze. Die Wasserabsonderung durch die Nieren ist 1) von der als Getränk aufgenommenen Wassermenge, 2) von den Zuständen des Gesammtorganismus, und 3) von den Secretionsbedingungen innerhalb Nieren abhängig. Die Aufnahme grösserer Wasserquantitäten vermehrt ungefähr erst nach Verlauf einer Stunde die Wasserabsonderung, ebenso Wasserinjection in die Venen, ein Beweis, dass die Verzögerung der Ausscheidung nicht auf Rechnung der Resorption im Magen und Darm kommt. Trotz gesteigerter Wasserzufuhr kann aber die vermehrte Absonderung im Urin ausbleiben, namentlich dann, wenn gleichzeitig die Wassersecretion durch Haut und Lungen

oder durch den Darm gesteigert wird. Hiervon abgesehen scheinen Schwankungen in dem hygroskopischen Zustand der Organe, hauptsächlich wohl der Muskeln, vorzukommen, wodurch die Urinsecretion bald auf Kosten des Wassergehalts der Organe vermehrt, bald unter Zunahme desselben relativ vermindert wird. So beobachtet man beim Uebergang von eiweissarmer zu eiweissreicher Nahrung (Voit), bei vermehrter Zufuhr von Kochsalz (Kaupp) sowie von kohlensauren Salzen (Thompson) eine gesteigerte Wasserausscheidung. Ferner zeigt sich die letztere von Zuständen des Nervensystems auf eine noch nicht genügend aufgeklärte Weise abhängig: gesteigerte körperliche und geistige Thätigkeit zieht z. B. erhöhte Wasserausscheidung nach sich; sehr bedeutend wird diese auch, ohne gleichzeitige Zuckerabsonderung, vermehrt in Folge einer Verletzung der Rautengrube oberhalb der Stelle des Diabetesstiches (Diabetes insipidus); die Zuckerharnruhr selbst ist immer mit bedeutender Zunahme des Urinwassers verbunden. Der Einfluss der Niere auf die Absonderung gibt sich daran zu erkennen, dass, wie man bei gesondertem Auffangen der aus jedem Ureter träufelnden Flüssigkeit beobachtet, nicht bloss die Menge, sondern auch die Concentration des von beiden Nieren gelieferten Harns eine verschiedene sein kann (M. Hermann). Endlich kann aber selbst der schon in die Blase secernirte Harn noch in seiner Concentration verändert werden, indem bei längerer willkürlicher Zurückhaltung desselben, namentlich wenn gleichzeitig die Schweisssecretion gesteigert wird, neben wenig Chloriden, Phosphaten und Harnstoff, hauptsächlich Wasser wieder resorbirt wird (Kaupp, Wundt).

Die Menge der abgesonderten Salze wechselt sehr nach der in der Nahrung aufgenommenen Quantität, da ein Ueberschuss zugeführter Salze zumeist durch den Harn entfernt wird; am wichtigsten sind unter den Salzen das Chlornatrium, die schwefelsauren und phosphorsauren Alkalien und phosphorsauren Erden. Die Absonderung des Chlornatriums ist nicht vollkommen proportional seiner Zufuhr in der Nahrung. Wenn aus dieser fast sämmtliches Kochsalz entfernt wird, so scheidet der Organismus noch fortan merkliche Mengen von Kochsalz aus: er kann also aus seinen Geweben Kochsalz an den Harn abgeben. Steigt umgekehrt die Kochsalzzufuhr über die Norm, so nimmt die Ausfuhr zunächst nicht in gleichem Grade zu, indem jetzt der Kochsalzgehalt des Blutes und der Gewebe vergrössert wird. Erst wenn eine längere Zeit die Kochsalzzufuhr constant bleibt, ergibt sich auch ein constantes Verhältniss zwischen seiner Aufnahme und Ausgabe. Aehnlich verhält es sich mit der Phosphorsäure, von der nur ein kleiner Theil aus dem Phosphor (Lecithin, Nucleïn) der Gewebsstoffe, der grössere von den in der Nahrung zugeführten phosphorsauren Alkalien und Erden herstammt. Dagegen nimmt die Schwefelsäure des Harns wesentlich aus der Oxydation des Schwefels der Albuminate und ihrer Abkömmlinge ihren Ursprung. Abgesehen von dem in der normalen Nahrung sehr geringfügigen Gehalt an schwefelsauren Alka-

lien geht daher auch die Ausscheidung der Schwefelsäure vollkommen derjenigen des Harnstoffs parallel: alle Einflüsse, die den letzteren zu- oder abnehmen machen, lassen auch die erstere steigen oder fallen. Durch Einführung grosser Mengen von Taurin wird nach Salkowsky zwar nicht beim Menschen und Fleischfresser, wohl aber beim Pflanzenfresser (Kaninchen) die Ausscheidung der Schwefelsäure vermehrt, wobei dieselbe zugleich grössere Mengen von Alkali, an das sie gebunden wird, dem Organismus entzieht. Auf eine andere Weise vermehren nach Baumann Phenole, die dem Thierkörper zugeführt werden, die Absonderung der SO_4H_2, dadurch nämlich dass sie an die letztere gebunden und in der Form phenolschwefelsaurer Salze ausgeschieden werden. Ebenso geht das Kresol (Taurylsäure) in kresolschwefelsaures Alkali über. Nach dem Genuss organischer Säuren (wie Essigsäure, Aepfelsäure, Citronensäure) in grösserer Menge wird der Harn alkalisch und braust mit stärkeren Säuren auf, indem die organische Säure in CO_2 übergeht und an Alkali gebunden wird (Wöhler). — Im normalen, sauren Harn ist das Mengeverhältniss von Alkalien und Erden ziemlich constant. Die vermehrte Zufuhr eines einzelnen dieser Körper macht zwar natürlich auch den relativen Gehalt des Harns an demselben zunehmen: dennoch stehen die Kali- und Natronausscheidung in solcher Wechselwirkung, dass vermehrte Zufuhr des einen auch die Menge des andern im Harn vermehrt (Böcker). Im Uebrigen ist die absolute Menge sämmtlicher Basen von dem Gehalt an Säuren abhängig.

Nach mehreren Untersuchungen normalen Harns wechselt die 24stündige Menge

NaCl von 8,6—24,8, SO_4H_2 um 2 Grm.,

Erdphosphate 0,8—1, PO_4H_3 2—5,9 Grm.

Bei einer täglich aufgenommenen NaCl-Menge von 33,6 Grm. entleerte Kaupp 27,3, bei 14,2: 13,5, bei 1,5: 3,5 Grm. Am 5. Tag eines möglichst vollständigen Kochsalzhungers (Ausschluss aller NaCl-reichen Speisen aus der Nahrung und Bereitung der übrigen ohne Kochsalz) fand ich noch 1,09 Grm. Von dem zugeführten K_2O werden nach Reinsen durchschnittlich 65 Proc., vom Na_2O 50 Proc. im Harn ausgeschieden.

Ueber die Veränderungen der Harnzusammensetzung in Folge längeren Verweilens in der Blase hat Kaupp an sich selbst Versuche ausgeführt, indem er bei gleich bleibender Diät den Harn willkürlich eine kürzere oder längere Zeit zurückhielt. Er fand, dass der lange zurückgehaltene Harn weniger Wasser und Harnstoff enthielt, aber an Kochsalz zugenommen hatte. Eine noch viel bedeutendere Wasser- und Harnstoffresorption beobachtete ich bei gleichzeitiger Anregung der Schweisssecretion durch Anwendung hydrotherapeutischer Einwickelungen. Zu etwas andern Resultaten kam Treskin, als er bei Thieren in die von den Uteren getrennte Harnblase gelassenen Harn injicirte: in diesem Fall entnahm der Inhalt der Blase den ihre Wandung umströmenden Flüssigkeiten (Blut und Lymphe) vorzugsweise Wasser und Kochsalz, während er Harnstoff an dieselben abgab *).

---

*) Wöhler, Kaupp, Bischof, Voit a. a. O. Genth, Arch. f. gem. Arb. Bd. 3. Wundt, ebend. u. Journ. f. prakt. Chemie 1852. Reinsen,

Uebergang von Stoffen in den Harn. Nicht selten werden zufällig oder absichtlich dem Organismus solche Stoffe zugeführt, die keine gewöhnlichen Bestandtheile seiner Nahrung bilden; des Uebergangs einzelner dieser Stoffe in den Harn, z. B. der Harnsäure, des Kreatins, der Benzoësäure u. s. w., ist schon gelegentlich Erwähnung gethan. Im Allgemeinen kann man in dieser Beziehung alle chemischen Stoffe in drei Kategorien bringen: 1) Stoffe, die nicht in den Harn übergehen: hierher gehören einerseits die unlöslichen Metalle und Metallsalze, alle nicht oder schwer diffundirbaren Stoffe (fette Oele u. s. w.), anderseits sehr flüchtige Substanzen, die nicht durch den Harn, sondern durch die Lungen wieder ausgeschieden werden (Alkohol, Aether, Kampher, Moschus u. dgl.). 2) Stoffe, die unverändert in den Harn übergehen: hierher gehören alle löslichen Neutralsalze der Alkalien und Erden, Ferrocyankalium, Rhodankalium, viele Farbstoffe (Indigo, Gummigutt, Rhabarber u. s. w.), manche flüchtige Substanzen (Terpentinöl, Knoblauchöl u. a.), viele Alkaloide (Morphin, Strychnin, Muscarin u. a.). Nach Gäthgens erscheint auch verdünnte SO_4H_2, die man Thieren in den Magen gebracht hat, zum Theil im freien Zustande im Harn wieder. 3) Stoffe, welche in verändertem Zustand im Harn erscheinen: so die pflanzensauren Alkalien (als kohlensaure), die Harnsäure (als Harnstoff und Oxalsäure), die Benzoësäure (als Hippursäure), Schwefel als schwefelsaure, Jod als Jodwasserstoffverbindung, Schwefelalkali als schwefelsaures Alkali, Ferridcyankalium als Ferrocyankalium u. s. w. Die Geschwindigkeit, mit welcher die Stoffe nach der Aufnahme in den Magen im Harn erscheinen, ist eine grosse, aber nach der Diffusionsfähigkeit und sonstigen Bedingungen (z. B. der Anfüllung des Magens und Darms) wechselnde. Ferrocyankalium und leicht lösliche Farbstoffe (Rhabarber) beginnen meistens schon 5 Minuten nach der Einnahme zu erscheinen; noch rascher geschieht dies bei der Injection unter die Haut oder in die Venen *).

4) Absonderungsprocess in der Niere. Das in die Niere einströmende Blut spaltet sich in derselben in drei die Niere verlassende Flüssigkeiten: Harn, Lymphe und Venenblut. Unter ihnen ist die Lymphe ein unmittelbar aus dem Blutplasma hervorgegangenes Filtrat, das wahrscheinlich durch Diffusion zwischen Harncanälchen und Lymphräumen Veränderungen erfahren kann; der Harn entsteht durch einen von chemischen Anziehungen beeinflussten Filtrations- und Diffusionsprocess; das Venenblut endlich ist der nach Abscheidung von Harn und Lymphe gebliebene, durch Zersetzungsproducte der Niere und innere Zersetzungen veränderte Rest des Arterienblutes.

Schon die Structurverhältnisse der Niere machen es wahrscheinlich, dass bei der Absonderung des Harns eine Filtration aus dem Blute

---

Dissert. Dorpat 1864. Ausserdem vergl. die Giessener Inauguraldissertationen von Mosler, Gruner, Hegar, Winter, 1852—53. Treskin (Hoppe-Seyler), Pflüger's Arch. Bd. 5. Salkowsky, Virchow's Arch. Bd. 58. E. Baumann, Pflüger's Arch. Bd. 13 u. Ber. der deutschen chem. Ges. IX.

*) Wöhler, Tiedemann's Zeitschr. f. Physiol. Bd. 1. Stehberger, ebend. Bd. 2. Gäthgens, med. Centralbl. 1872. Vergl. ausserdem unter Hippursäure, Harnsäure u. s. w.

mitwirkt, und die Thatsache, dass die Harnabsonderung mit dem Blutdrucke wächst (Ludwig und Goll), scheint dies zu bestätigen; dabei ist bemerkenswerth, dass die Harnsecretion bei demselben Grad der Druckverminderung zu stocken beginnt, bei welchem auch der venöse Blutabfluss aus der Niere merklich verlangsamt wird. Eine völlige Stockung der Absonderung bewirkt der Verschluss der Venen. Hieraus scheint hervorzugehen, dass die Gefässknäuel (glomeruli) die eigentlichen Organe der Filtration sind. Würde nämlich diese aus dem Gefässnetz der Harncanälchen geschehen, so liesse eine Stauung in den Venen, welche den Blutdruck in dem Gefässnetz vermehrt, im Gegentheil eine vergrösserte Absonderung erwarten, wogegen eine Absonderung aus den Gefässen des Glomerus durch jede venöse Stauung gehemmt werden muss, da die Vene des Knäuels in dessen Centrum entspringt (s. Fig. 76 S. 430), bei starker Anfüllung also die an der Innenwand gelegenen Arterienzweige zusammenpressen und so deren Lumen verengern muss; ähnlich wird bei Ueberfüllung der Harncanälchen mit Flüssigkeit ein Druck auf die Gefässe des Knäuels ausgeübt, durch welchen die Secretion gehemmt wird. Unter normalen Verhältnissen wird eine Blutstockung in den Venen nicht wohl eintreten, dagegen kann leicht nicht nur der arterielle, die Secretion befördernde Druck, sondern auch der durch die Anfüllung der Harncanälchen in entgegengesetzter Richtung wirkende, die Secretion hemmende Druck Schwankungen erfahren. Beide Schwankungen müssen sich aber innerhalb enger Grenzen bewegen, da der erhöhte Blutdruck, indem er durch vermehrte Secretion den Druck in den Harncanälchen steigert, durch diese seine Wirkung alsbald wieder herabgesetzt wird. Innerhalb dieser Grenzen wird nun nicht nur die Menge des abgesonderten Harns, sondern auch seine Zusammensetzung von dem Verhältniss des Blutdrucks zum Harndruck abhängig sein. Ueberwiegt der Blutdruck nur wenig, so wird die secernirte Flüssigkeit sich nur langsam in den Harncanälchen bewegen; da aber zugleich die letzteren, wenn sie den Blutdruck beträchtlich hemmen, stark angefüllt sind, so wird die schon secernirte Flüssigkeit leichter als sonst in die umgebenden Lymphräume diffundiren. Hierdurch wird also die Menge des in den Harncanälchen befindlichen Secretes vermindert, und es muss ausserdem die Zusammensetzung desselben eine Veränderung erfahren, da die Wandung der Harncanälchen nicht für jeden Bestandtheil des Secretes gleich leicht durchgängig ist. Diese Voraussage wird durch die Erfahrungen über den Einfluss der Absonderungsgeschwindigkeit auf die Beschaffenheit des Harns vollkommen bestätigt. Indem M. Hermann und Ludwig das unmittelbar aus den Harnleitern träufelnde Secret auffingen, stellten sie fest, dass von zwei Nieren eines und desselben Thieres diejenige, die in einer bestimmten Zeit mehr Wasser ausscheidet als die andere, auch mehr Kochsalz und Harnstoff liefert; doch nimmt, so lange die Hemmung der Absonderung mässig ist, das Wasser in höherem Grad ab als der Harnstoff und das Kochsalz, der Procentgehalt an diesen Stoffen nimmt also zu; bei

einer stärkeren Hemmung der Absonderung dagegen (z. B. durch zeitweiligen Verschluss der Harnleiter) sinkt der Procentgehalt an Harnstoff und Kochsalz wieder sehr bedeutend, und letzteres kann sogar bis auf Spuren verschwinden. Hieraus folgt, dass Wasser, Kochsalz und Harnstoff (und dem letzteren entsprechen vollkommen in ihrem Verhalten die Schwefelsäure und Phosphorsäure) auf ihrem Weg durch die Niere aus den Harncanälen in die Lymphräume zurückkehren können, dass sie aber dies mit ungleicher Geschwindigkeit thun, indem das Wasser am raschesten, der Harnstoff am langsamsten durch die Wandungen der Harncanäle hindurchgeht. Während es nun durch alle diese Beobachtungen wahrscheinlich wird, dass die Wasserabsonderung vorzugsweise durch eine in den Gefässknäueln stattfindende mechanische Filtration geschieht, wobei diese Filtration noch auf den Uebergang fester Bestandtheile in das Secret von einem gewissen Einflusse sein kann, muss dagegen offenbar die Ausscheidung der hauptsächlichsten festen Bestandtheile des Harns, namentlich des Harnstoffs, der Harnsäure und des Kochsalzes, auf eine secretorische Function der Drüsenzellen der Harnkanälchen zurückgeführt werden. Eine solche secretorische Function kann allgemein entweder darin bestehen, dass in den Drüsenzellen die Secretionsstoffe gebildet werden oder, was in dem vorliegenden Fall das wahrscheinlichere ist, darin, dass sie in denselben gesammelt und dann an die durch mechanische Filtration aus dem Blute ausgeschiedene wässerige Flüssigkeit abgegeben werden. Eine solche secretorische Function, durch welche bestimmte Bestandtheile gewissermassen aus dem Blute ausgelaugt werden, erklärt allein, dass jene Hauptbestandtheile des Harns in diesem in viel grösserer Menge enthalten sind, als in welcher sie jemals in einem blossen Filtrate aus dem Blute vorkommen könnten. Ausserdem zeigen Versuche von Heidenhain, dass in das Blut gebrachte Farbstoffe, welche vorzugsweise durch die Nieren ausgeschieden werden, wie Indigkarmin, oder harnsaure Salze, die injicirt wurden, auch dann noch in unverändert grosser Menge in den Harn übergehen, wenn durch Rückenmarksdurchschneidung oder durch starke Blutentziehungen der Blutdruck bedeutend herabgesetzt wird. Zugleich beobachtet man hierbei, dass der Farbstoff, wie auch v. Wittich gefunden hat, nicht in den Glomerulis, sondern vorzugsweise in den Epithelzellen der gewundenen Harncanälchen sich ablagert. Während man also in den ersteren mit Wahrscheinlichkeit die Filtrationsapparate des Harnwassers sehen darf, werden dagegen die Epithelzellen der Harncanälchen als die Secretionsorgane der festen Bestandtheile des Harns zu betrachten sein.

Nach den oben angegebenen Erfahrungen können einige wichtige Erscheinungen der Harnabsonderung aus den Gesetzen der Filtration und Diffusion abgeleitet werden. Diese sind aber nicht genügend, um den ganzen Absonderungsprocess zu erklären. Sollte sich die mehrfach aufgetauchte Ansicht bestätigen, dass einige Producte der Harnsecretion, wie Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure, wenigstens zum Theil erst innerhalb der Niere entstehen, so müsste

natürlich den Drüsenzellen der letzteren ein ziemlich zusammengesetzter Chemismus zugeschrieben werden. Aber selbst wenn wir diese Ansicht als nicht zureichend erwiesen bei Seite lassen und bei der Vorstellung stehen bleiben, dass die Niere lediglich im Blut schon vorhandene Stoffe absondert, so treten doch diese Stoffe im Harn in einem quantitativen Verhältnisse auf, wie es niemals zu Stande kommt, wenn Blutplasma zuerst durch eine indifferente Membran filtrirt wird und dann noch einmal mit einer von Blutplasma wenig verschiedenen Flüssigkeit (der Lymphe) diffundirt. Hieraus muss jedenfalls geschlossen werden, dass die Membran der Harncanälchen keine indifferente Membran ist, sondern dass sie auf bestimmte Stoffe chemische Anziehungen ausübt, während sie andere Stoffe (z. B. Eiweiss) abstösst. Die Harnabsonderung ist sonach als ein Filtrations- und Diffusionsprocess zu definiren, bei welchem die Beschaffenheit der Membran durch ihre chemische Anziehung das Product der Diffusion beeinflusst. So erklärt es sich auch, dass bei einem beträchtlich steigenden Gegendruck in den Harncanälchen gerade die dem Harn eigenthümlichen Stoffe wieder an Menge beträchtlich abnehmen. Wenn nämlich durch jenen Gegendruck die Bewegung des Secretes dergestalt verlangsamt wird, dass dasselbe lange Zeit mit der Membran der Harncanälchen in Berührung bleibt, während zugleich durch den Druck in den letzteren die Transsudation in die Lymphräume begünstigt ist, so wird gleichsam eine umgekehrte Harnabsonderung stattfinden, d. h. es wird in die Lymphräume eine Flüssigkeit diffundiren, welche die eigenthümlichen Bestandtheile des Harns in vorwiegender Menge enthält, während eine an denselben verarmte Flüssigkeit zurückbleibt. Auf diese Weise wird es z. B. begreiflich, dass bei steigendem Harndruck der Kochsalzgehalt des Harns, welcher ursprünglich denjenigen des Blutes weit übertraf, wieder unter den letzteren herabsinken kann.

Den Beweis, dass die Erhöhung des Blutdrucks in den Glomerulis die Absonderung des Harns verstärkt, haben Ludwig und Goll geführt, indem sie bald durch Erregung der Vagi oder durch Blutentziehungen den Druck in den Arterien verminderten, bald durch Wiedereinspritzen defibrinirten Blutes oder durch Unterbindung der Aorta unterhalb des Abgangs der Nierenarterien den Druck vergrösserten. Vervollständigt wurde dieser Beweis durch M. Hermann, der das Secret beider Nieren während ihrer gleichzeitigen Thätigkeit mit einander verglich. Es ergab sich, dass niemals beide Absonderungen sich vollkommen gleich verhielten, sondern dass stets aus dem einen Ureter eine grössere Harnmenge austräufelte als aus dem andern: dabei zeigten sich constant diejenigen Unterschiede in beiden Absonderungen, die zu erwarten waren, wenn alle Secretionsdifferenzen auf Unterschiede im Filtrationsdruck zurückgeführt wurden. Darauf aber, dass es nicht bloss der Blutdruck in den Glomerulis, sondern zugleich der in entgegengesetzter Richtung wirkende Druck der secernirten Flüssigkeit in den Harncanälchen sei, wodurch die Harnabsonderung bestimmt werde, hat zuerst Löbell hingewiesen. Er fand, dass, wenn der Druck der im Ureter angesammelten Flüssigkeit 7 bis 10 Millim. Quecksilber beträgt, die Harnabsonderung aufhört, da, sobald man den Ureter durch ein Manometer verschliesst, das Quecksilber in demselben sehr schnell auf die genannte Höhe steigt, dann aber auf dieser verbleibt. Dagegen fand Hermann, dass, wenn der Verschluss längere Zeit (2 Stunden und mehr) dauert, der Druck im Ureter

allmälig weit mehr sich steigert und endlich die Höhe von 40 Millim. erreicht. Hierbei ist jedoch das Angesammelte kein Harn mehr, sondern eine Flüssigkeit, die kaum mehr Harnstoff und Kochsalz, dafür aber viel Kreatin enthält. Demnach waren schon bei einem niedrigeren Druck die Harnbestandtheile zurückdiffundirt, dafür aber noch fortan Wasser und andere Stoffe ausgeschieden worden. Auf die Möglichkeit, dass die in die Harncanälchen ergossene Flüssigkeit in die Lymphräume zurückdiffundiren könne, hat ferner Ludwig hingewiesen, durch die von ihm gemeinsam mit Zawarykin gemachten Ermittelungen über die Lymphwege der Niere veranlasst. Als Bestätigung führt er an, dass Nieren, in welchen die Absonderung durch Verschluss des Ureters gestockt hat, ödematös sind, d. h. dass sie reichlich Flüssigkeit in ihren Lymphräumen enthalten. Endlich haben Heidenhain und Neisser durch den Nachweis, dass bei Injection vonj Farbstoffen in das Blut diese in den Epithelzellen der gewundenen Harncanälchen sich ablagern, während die Glomeruli fast vollkommen farblos bleiben, die secretorische Function dieser Zellen und dadurch zugleich die oben ausgesprochene Vermuthung, dass Filtration und Secretion sich auf verschiedene Apparate vertheilen, in hohem Grade wahrscheinlich gemacht *).

Aus dem Extract der Niere sind Leucin, Xanthin und Hypoxanthin, Kreatin, Taurin, Cystin, Inosit dargestellt worden. Die meisten dieser Stoffe gehen in der Regel nicht oder wenigstens nicht in merklicher Menge in den Harn über. Ihre Bildung deutet offenbar auf einen regen Stoffwechsel in dem Nierengewebe. Für den Zusammenhang dieses Stoffwechsels mit der Absonderungsthätigkeit spricht die Beobachtung Bernard's, dass das Blut der Nierenvene während der Secretion eine hellrothe Farbe annimmt, eine Thatsache, welche der Mitwirkung chemischer Factoren bei der Absonderung das Wort zu reden scheint. Rücksichtlich der Art dieser chemischen Mitwirkung besitzen wir nur in Bezug auf die Zurückhaltung der Eiweissstoffe des Blutes eine plausible Hypothese. Eiweiss diffundirt nämlich sehr schwer gegen saure Flüssigkeiten. Da nun die freie Säure des Harns in der Niere entsteht, so bewirkt der chemische Process, der sie erzeugt, zugleich die Zurückhaltung des Eiweisses. Ebenso kann man sich denken, dass überhaupt durch den Stoffwechsel der Niere Stoffe erzeugt werden, die nicht selbst in den Harn übergehen, sondern im Gegentheil wahrscheinlich in das Blut zurücktreten, die aber, indem sie das Parenchym der Niere durchtränken, bestimmte Stoffe leichter als andere diffundiren lassen. Hiermit stimmt auch überein, dass nach dem Tode die osmotischen Eigenschaften der Harncanälchen sich wesentlich verändern, indem ein durch die Blutgefässe der todten Niere getriebener Blutstrom keinen Harn mehr, sondern eine Flüssigkeit, wie sie nach den allgemeinen Gesetzen für die Diffusion durch feuchte Membranen zu erwarten ist, in die Harncanäle übertreten lässt. — Eine Wirkung der Nerven auf die Harnsecretion ist durch sichere Beobachtungen noch nicht ermittelt. Der Einfluss psychischer Affecte lässt auf eine solche Wirkung zurückschliessen: ob aber in diesem Fall die Nerven durch Einwirkung auf die

*) Goll, Zeitschr. f. rat. Med. 2. R. Bd. 3. M. Hermann, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 36. Ludwig, ebend. Bd. 48. Heidenhain und Neisser, Pflüger's Archiv Bd. 9. v. Wittich, Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 11.

Gefässmuskeln bloss den Blutstrom reguliren, oder ob sie, ähnlich wie in den Speicheldrüsen, direct auf die Secretion wirken, ist noch nicht ermittelt *).

Theorieen der Harnabsonderung. Wir können eine mechanische, eine chemische und eine gemischte Theorie unterscheiden. Die mechanische Theorie ist hauptsächlich von Ludwig begründet worden. Er nahm an, dass in dem Glomerulus zunächst eine einfache Transsudation aus dem Blute geschehe, dass also hier Plasma nach Abzug von Eiweiss, Faserstoff und Fett in das Harncanälchen gelange. Die so ergossene Flüssigkeit soll nun in osmotischen Austausch mit dem Blut der Capillaren treten, welche die Harncanälchen umspinnen und soll, da dieses Blut durch die Filtration aus dem Glomerulus sehr concentrirt geworden ist, verhältnissmässig beträchtliche Mengen von den in ihm gelösten Stoffen, also namentlich Harnstoff, Harnsäure u. s. w., aufnehmen und dafür Wasser an das Blut abgeben. Ludwig hat neuerdings diese Hypothese insofern wesentlich modificirt, als er nicht mehr den die Harncanäle umspinnenden Capillaren, sondern den zwischen ihnen befindlichen Lymphräumen den osmotischen Austausch mit der Flüssigkeit der Canäle zuschreibt, und als er zugesteht, dass viele Erscheinungen nicht ohne die Annahme einer specifischen Permeabilität derselben sich erklären lassen; hiermit hat sich Ludwig der gemischten Hypothese genähert. Die chemische Theorie wurde zuerst von Bowman aufgestellt. Er nahm an, dass in den Glomerulis Wasser aus dem Blute ausgeschieden werde, und dass dann dieses auf seinem Weg durch die Harncanälchen die von den Epithelzellen der letzteren aus dem Blut angezogenen festen Harnbestandtheile auswasche. Donders und v. Wittich haben diese Hypothese etwas abgeändert. Nach beiden soll den Epithelzellen der Harncanälchen nur für Harnstoff und Harnsäure eine Absonderungsfunction zukommen, und in den Glomerulis soll nicht reines Wasser, sondern eine salzhaltige Flüssigkeit secernirt werden, ja v. Wittich setzt voraus, dass diese Secretion in den Glomerulis nur eine Filtration sei, und dass desshalb hier auch das Eiweiss des Blutplasmas transsudire, welches aber dann von den Secretionszellen, die eine grosse Verwandtschaft zum Eiweiss besitzen, wieder aufgenommen und an das Blut zurückgegeben werde. Für die secretorische Function der Zellen des Harncanälchenepithels haben jedoch erst die Versuche von Heidenhain bestimmte Beweise beigebracht. Aus der Gesammtheit der oben angeführten Thatsachen ergibt sich, dass weder die mechanische noch die chemische Hypothese zur Erklärung aller Erscheinungen genügt, sondern dass eine gemischte Theorie nothwendig wird, welche die Harnabsonderung als einen zusammengesetzten Filtrations- und Diffusionsprocess betrachtet, bei welchem jedoch der eigenthümliche Stoffwechsel des secernirenden Organs den Membranen, durch welche Filtration und Diffusion stattfinden, eine solche Beschaffenheit ertheilt, dass gewisse Stoffe in besonders reichlicher Menge transsudiren, während andere nicht in das Secret übergehen können **).

---

*) Heynsius, Arch. f. holländ. Beitr. Bd. 1.

**) Ludwig, Wagner's Handwörterb. der Physiol., Bd. 2, Lehrb. der Physiol. Bd. 2, Wiener med. Wochenschr. 1864. Bowman, philos. transact., 1842. Donders, Physiologie, Bd. 1. v. Wittich, Arch. f. pathol. Anat. Bd. 10. Heidenhain a. a. O.

5) Ausscheidung des Harnes. Die Ausscheidung des Harns aus den Ausführungsgängen, den Harnleitern, und dem Aufbewahrungsbehälter, der Harnblase, geschieht theils durch den Druck des secernirten Harns, theils durch die Contractionen der musculösen Wandungen jener Organe. Dabei kann die Flüssigkeit stets nur in der Richtung nach aussen weiter gefördert werden, da die Beschaffenheit der Nierenpapillen ebenso den Rücktritt aus den Uretern in die Harncanälchen, wie die schiefe Durchbohrung der Blasenwand von den Uretern den Rücktritt aus der Blase in die Ureteren unmöglich machen. Der Eingang der Blase in die Harnröhre wird durch eine Falte der vordern Blasenwand geschlossen gehalten; hierdurch wird noch in der Leiche die Entleerung des Urins verhindert. Am Lebenden kommt dazu die tonische Contraction der Kreismuskelfasern (sphincter vesicae), welche den Ausgang der Blase verschliessen. Die Entleerung des Urins wird nun bewirkt 1) durch den Druck, welchen bei der Anfüllung der Blase ihre Wandung theils durch ihre Elasticität, theils durch die Contraction der in ihr enthaltenen Längsmuskelfasern auf den Inhalt ausübt; unterstützt wird dieser Druck durch die Bauchpresse; 2) durch die Hemmung des Sphincterentonus; der letztere geht aus von einem im untern Lendenmark gelegenen Centrum (centrum vesico-spinale), und er wird gehemmt durch die centrale Innervation, welche bei der willkürlichen Harnentleerung wirksam wird.

Heidenhain und Colberg gaben zuerst an, dass bei lebenden Thieren ein grösserer Flüssigkeitsdruck zur Eröffnung der Blase erforderlich sei als an der Leiche, und sie führten dies auf den Sphincterentonus zurück. Masius fand dann, dass nach Durchschneidung des unteren Lendenmarks, bei Hunden unter dem 5., bei Kaninchen unter dem 7. Lendenwirbel, die gefüllte Blase sich theilweise entleerte, daher er das Centrum für die tonische Erregung des Sphincter in diese Gegend verlegte; ob dieser Tonus ein automatischer ist oder durch Reflex von den sensibeln Nerven des Blasenhalses zu Stande kommt, ist noch nicht ausgemacht. Die Contractionen der Längsfasern des Blasenkörpers können, wie Budge gefunden hat, entweder durch automatische Innervation vom Gehirn aus oder reflectorisch vom Rückenmark aus erregt werden: das Centrum des letzteren Reflexes liegt etwas höher als dasjenige des Sphincterentonus, beim Hunde in der Gegend des 4. Lendenwirbels (centrum genito-spinale). Die vom Gehirn zur Blase tretenden Fasern sollen nach Oehl zum Theil im Vagus verlaufen, welcher überdies reflectorisch die Contractionen der Blase erregen könne*).

*) Heidenhain und Colberg, Müller's Archiv 1854. Budge, Virchow's Archiv Bd. 15. Masius, bullet. de l'acad. roy. de Belgique, 1868. Oehl, Schmidt's Jahrb. 1869, Bd. 141.

3. Die Darmausscheidungen.

§. 86. Zusammensetzung und Absonderung der Excremente.

Die Excremente oder Fäces enthalten die sämmtlichen unverdaulichen Bestandtheile der Nahrung und von den verdaulichen diejenigen, welche nicht resorbirt worden sind. Unter den ersteren sind namentlich die Cellulose und das elastische Gewebe zu nennen; der letzteren findet man im Allgemeinen um so mehr, ein je grösserer Ueberschuss verdaulicher Substanzen in der Nahrung aufgenommen wurde. So wird sehr gewöhnlich unverdautes Fleisch, Fett und Stärke angetroffen, zuweilen auch Eiweiss, Käsestoff, Zucker. Unter den Salzen überwiegen die schwer löslichen und schwer resorbirbaren, namentlich die Salze von Bittererde und Kalk, sowie freie Kieselsäure. Ausserdem mengen sich die meistens zersetzten Secrete des Darms bei, besonders die Gallenbestandtheile, von denen die Färbung der Fäces herrührt. Mehr oder minder sind die Excremente immer in fauliger Zersetzung begriffen; die gewöhnlichen Fäulnissproducte organischer Körper bilden daher theils ihre Bestandtheile (Butter-, Essigsäure u. s. w.), theils scheiden sie sich gasförmig aus (Kohlensäure, Wasserstoff, Stickstoff, Kohlen- und Schwefelwasserstoff). Das Ammoniak bildet mit Bittererde und Phosphorsäure das schwer lösliche Doppelsalz der phosphorsauren Ammoniak-Magnesia (S. 441 Fig. 78). Die gewöhnliche Reaction der Fäces ist die saure. Ihre Gesammtmenge beträgt im normalen Zustand 120 bis 180 Grm. täglich mit einem Wassergehalt von 75 Proc.

Die Quantität und Beschaffenheit der Fäces ist in hohem Grad von der Art der Ernährung abhängig (Bischoff und Voit). So entleerte ein Hund bei reiner Fleischkost und einer zugeführten Fleischmenge von 500 bis 2500 Grm. durchschnittlich täglich 27 bis 40 Grm. eines schwarzen pechähnlichen Kothes mit 12 Grm. fester Bestandtheile, der in seiner Zusammensetzung beträchtlich von der des gefütterten Fleisches differirte und offenbar zu einem grossen Theil von zersetzten Verdauungssecreten herrührte. Bei Fütterung mit Brod wurde eine grössere Masse eines trockenen, gelbbraunen Kothes entleert, dessen Quantität durchgängig von der Nahrungsmenge abhängig war (seine festen Bestandtheile betrugen $^1/_8$—$^1/_{16}$ von denjenigen der Nahrung); seine Zusammensetzung war, da er zu einem grossen Theil aus nicht veränderten Nahrungsstoffen bestand, wenig von der Zusammensetzung der Nahrung verschieden. Zusatz von Fett zur Fleischnahrung erhöht nur, wenn es in grossen Mengen genossen wird, erheblich die Menge und den Fettgehalt der Fäces; ebenso Zucker, der selbst grösstentheils resorbirt wird, aber die Wasserausscheidung vergrössert. Dagegen nimmt bei der Zumischung von Stärke und Cellulose die Kothmenge beträchtlich zu.

Folgendes sind die Resultate einer Analyse der Excremente von Berzelius:

Wasser	75,3	Proc.
In Wasser lösliche Theile (Galle, Eiweiss, Extractivstoffe, Salze)	5,7	„
Unlöslicher Rückstand	7,0	„
Im Darmcanale hinzugekommene unlösliche Stoffe (Schleim, Gallenharz, Fett u. s. w.)	14,0	„

In 100 Theilen Asche fand Fleitmann 21,36 Thle. Kalk auf 10,67 Bittererde, dagegen nur 1,5 — 4 Thle. Chloralkalien. Bei der verhältnissmässig weit grösseren Menge, in welcher der Kalk aufgenommen wird, ist der Bittererdegehalt der Excremente entsprechend der geringen Quantität, in welcher die Bittererde resorbirt wird, ein ausserordentlich hoher. Die Gallensäuren finden sich zuweilen theilweise noch unzersetzt vor, grösstentheils gehen sie in Cholalsäure und Dyslysin über, Glycin ist niemals im Darm, Taurin zuweilen in kleinen Krystallen zu treffen. Ausserdem finden sich Cholesterin, Gallenfarbstoffe und ein eigenthümlicher, bis jetzt nur in den menschlichen Fäces von Marcet gefundener krystallisirender Körper, das Excretin ($C_{78}H_{156}SO_2$). Die freien Gase des Dickdarms vom Menschen fand Planer folgendermassen zusammengesetzt: CO_2 34,19, CH_4 12,88, N 50,20 Proc. und Spuren von H_2S. Die Beschaffenheit der Nahrung ist nach den Versuchen von Ruge und Planer auf die Zusammensetzung der Darmgase von grossem Einfluss. Bei vegetabilischer Nahrung ist im Allgemeinen der Gehalt an H und CO_2, bei Fleischdiät der Gehalt an N und Kohlenwasserstoff grösser.

Bischoff und Voit fanden folgende Zusammensetzung des Brod- und Fleischkoths beim Hunde im Verhältniss zur aufgenommenen Nahrung:

	Fleisch	Fleischkoth	Brod	Brodkoth
C	51,95	43,44	45,41	47,39
H	7,18	6,47	6,45	6,59
N	14,11	6,50	2,39	2,92
O	21,37	13,58	41,63	36,08
Salze	5,39	30,01	4,12	7,02 *).

Entleerung des Mastdarms. Durch die normale Peristaltik wird der Darminhalt, nachdem er höchstens 2—3 Stunden im Dünndarm, meistens 12 Stunden und darüber im Dickdarm verweilt, in den untern Abschnitt des letztern, in den Mastdarm, weiter gefördert. Durch den am Ende des Mastdarms als Sphincter ani befindlichen Kreismuskel, der theils aus glatten (Sphincter internus), theils aus quergestreiften Fasern (Sphincter externus) zusammengesetzt ist, und der unter einer continuirlichen tonischen Innervation steht, wird der Inhalt des Mastdarms längere Zeit zurückgehalten. Die Contraction dieses Kreismuskels kann durch die Sensibilität der Mastdarmschleimhaut auf reflectorischem Wege verstärkt werden. Das Centrum sowohl für die tonische wie für die reflectorische Erregung des Analsphincters liegt im Lendenmark, bei Kaninchen zwischen dem 6. und 7., bei Hunden am untern Dritttheil des 5. Lendenwirbels (Masius). Zu diesem Centrum treten aus dem Gehirn diejenigen Fasern,

---

*) Bischoff u. Voit, die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers. 1860. Planer, Wiener Sitzungsber. Bd. 42. Ruge, ebend. Bd. 44.

welche die Impulse des Willens auf den Sphincter externus vermitteln: Reizung der oberen Theile des Rückenmarks, des verlängerten Marks und der Hirnstiele bedingt daher Verschluss des Anus. Durchschneidet man das Mark oberhalb des genannten Centrums, so tritt ebenfalls stärkere Contraction des Spincter ein, Masius vermuthet desshalb, dass der letztere gleichzeitig von einem hemmenden Centrum innervirt werde, welches in den Sehhügeln seinen Sitz habe. Afanasieff fand sowohl die erregende wie die hemmende Innervation nach Durchschneidung der pedunculi cerebri aufgehoben. Das öftere Andringen der Fäces gegen den Anus bewirkt die allmälige Erschlaffung des Sphincter: unterstützt wird diese durch die willkürliche Contraction des Levator ani und der Bauchmuskeln*).

4. Allgemeine Statik des Stoffwechsels.

§. 87. Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben.

Als das normale Verhältniss der Absonderungen zu der aufgenommenen Nahrung muss beim erwachsenen Thier dasjenige bezeichnet werden, bei welchem die sämmtlichen Theile des Thierleibes in ihrer qualitativen und quantitativen Zusammensetzung unverändert bleiben, bei welchem also für den Organismus im Ganzen und für jedes einzelne Gewebe desselben ein Zustand des Gleichgewichts der Einnahmen und Ausgaben vorhanden ist. Dieses Gleichgewicht wird gestört, sobald entweder die Ausgaben grösser sind als die Einnahmen, wo ein Gewebsverbrauch eintritt, oder sobald die Einnahmen grösser sind als die Ausgaben, wo ein Gewebsansatz sich einstellt. Die Anzeichen, die man zur Erkenntniss des Gleichgewichtszustandes benützt, sind: erstens die Unveränderlichkeit des gesammten Körpergewichts und zweitens die qualitative und quantitative Identität der in einer gegebenen Zeit gelieferten elementaren Absonderungsproducte mit den in derselben Zeit aufgenommenen elementaren Nahrungsstoffen.

Zur Nachweisung dieser Identität müssten streng genommen die sämmtlichen chemischen Elementarbestandtheile auf ihrem Weg durch den Organismus verfolgt werden. Bei der Unmöglichkeit, diese Forderung vollständig zu erfüllen, hat man sich jedoch auf die wichtigsten Elemente der organischen Verbindungen, namentlich auf den Kohlenstoff und Stickstoff, beschränkt, da die Aufnahme und Abgabe der letzteren Elemente ein Maass für den Verbrauch der beiden Hauptgruppen der Nahrungsstoffe und Gewebe, der stickstofffreien und stickstoffhaltigen, darbietet. Selbst mit dieser Beschränkung hat aber bis jetzt allein der Kreislauf des Stickstoffs eine genauere Untersuchung gefunden. Da nämlich mindestens in

*) Masius, bulletin de l'acad. de Belgique, 1867 u. 68. Afanasieff, Wiener med. Wochenschr. 1870.

einer grossen Zahl von Fällen fast der sämmtliche im Körper zersetzte Stickstoff in dem Harnstoff abgesondert wird, so lässt sich hier die Aufgabe auf die Vergleichung des Stickstoffs der Nahrung mit dem im Harnstoff enthaltenen und dem in den Excrementen unverwerthet entleerten Stickstoff zurückführen. Dagegen ist die Statik des Kohlenstoffs bis jetzt unvollständiger erforscht, indem sich die meisten Untersuchungen darauf beschränken, das Verhältniss des Kohlenstoffs der Nahrung zum Kohlenstoff der ausgeathmeten Kohlensäure festzustellen.

Der Satz, dass der Harnstoff in der Regel fast die Gesammtmenge des im Körper zersetzten Stickstoffs der Nahrung und der Gewebe enthält, liesse sich schon nach den früher über die Zusammensetzung der einzelnen Excrete aufgeführten Thatsachen vermuthen. Die geringen Mengen von Ammoniak in der Ausathmungsluft, von Harnstoff im Schweisse, der durch Abschuppung der Oberhaut entstehende Verlust sind so unbedeutend, dass sie meistens nicht in's Gewicht fallen. Auch die in andern stickstoffhaltigen Harnbestandtheilen (wie Harnsäure, Kreatin) geschehende Stickstoffausscheidung beträgt durchschnittlich nur 2 Proc. der Gesammtmenge des Stickstoffs, fällt also bei der unvermeidlichen Unvollkommenheit der analytischen Methoden, namentlich der Harnstofftitrirung (vergl. S. 442), noch in die Grenzen der Versuchsfehler. Im Widerspruch hiermit haben mehrere Beobachter, Barral, Boussingault, Bischoff, Seegen, bei der Vergleichung des Stickstoffs im Koth und im Harnstoff mit dem Stickstoff der Einnahmen ein nicht unbeträchtliches Deficit vorgefunden und sind dadurch zu der Annahme einer anderweitigen Ausfuhrquelle des Stickstoffs geführt worden, als welche man gewöhnlich die Ausathmungsluft und die Perspiration ansah. Durch zahlreiche Versuche hat aber Voit nachgewiesen, dass mindestens in einer grossen Zahl von Fällen ein solches Deficit nicht zu finden ist, und dass in andern Fällen dasselbe mit Wahrscheinlichkeit auf einen Stickstoffansatz bezogen werden darf, der unter Umständen selbst bei Constanz des Körpergewichts vorhanden sein kann, wenn nämlich gleichzeitig andere Bestandtheile, z. B. Kohlensäure oder Wasser, in einem die Zufuhr übersteigenden Maasse ausgeschieden werden. Nimmt man nun in Rücksicht, dass theils Ungenauigkeiten in der Aufsammlung der Excremente und des Harns vorkommen können, theils ein längeres Zurückhalten von Harn und Koth zuweilen stattfindet, das namentlich kürzere Beobachtungsreihen trübt, theils endlich der Harnstoff noch in der Blase sich manchmal in kohlensaures Ammoniak zersetzt, so würde auch ohne eine weitere Quelle der Stickstoffausfuhr ein Deficit im oben erwähnten Sinne entstehen können. In der That hat nun aber Voit in Versuchsreihen am Hunde und an der Taube länger dauerndes Gleichgewicht zwischen der Einnahme des Stickstoffs und dessen Ausfuhr in Harn und Koth beobachtet, und Henneberg, Stohmann, Grouven haben dies bei Wiederkäuern, Ranke beim Menschen im Ganzen bestätigt gefunden. Seegen hat übrigens hervorgehoben, dass bei allen diesen Beobachtungen der N-Gehalt des Fleisches zu niedrig geschätzt worden sei, da man bei der Verbrennung mit Natronkalk nicht allen N desselben erhält. Sollte hierin eine erhebliche Fehlerquelle liegen, so würde in den Versuchen mit scheinbarem N-Gleichgewicht dennoch ein N-Deficit vorliegen. Natürlich wird diese ganze Frage erst dann zu ihrer definitiven Erledigung gebracht sein, wenn anderweitige Ausfuhrquellen des Stickstoffs mit grösserer Sicherheit,

als es bisher geschehen ist, *direct* nachgewiesen sind. Auch wäre es sehr wohl möglich, dass eine solche anderweitige Ausfuhr nur bei gewissen Ernährungsweisen und bei bestimmten Körperzuständen erheblich in's Gewicht fiele, während in andern Fällen die Deckung des eingeführten N durch den N des Harnstoffs als annähernd vollständig betrachtet werden könnte.

Die Bestimmung des Körpergewichts dient bei Stoffwechseluntersuchungen zur Ergänzung der durch die directe Wägung der Einnahmen und Ausgaben festgestellten Resultate, indem die Gesammtsumme derjenigen Ausscheidungen, die nicht direct ermittelt worden sind, aus dem Körpergewicht berechnet wird. Namentlich sind so die schwieriger direct zu bestimmenden Producte der Respiration und Perspiration in allen älteren und in vielen neueren Untersuchungen aus dem Verluste berechnet worden. Eine Controle der Berechnung erhält man durch die gleichzeitige Vergleichung des Gewichts der Nahrung mit demjenigen der festen und flüssigen Excrete. Auf diesem Wege ist nun zwar, wenn man von dem *Voit*'schen Satze ausgeht, der Kreislauf des Stickstoffs zu übersehen, dagegen entgeht völlig die Statik des Kohlenstoffs. Erst *Regnault* und *Reiset* sowie *Pettenkofer* und *Voit* haben in umfassenderen Versuchsreihen auch diesen durch directe Bestimmung der ausgeschiedenen CO_2 mit in den Bereich der Stoffwechseluntersuchungen gezogen. Uebrigens wird man selbst bei einer vollständigeren Vergleichung der Ein- und Ausfuhr der Elementarbestandtheile, als sie bis jetzt möglich war, hinsichtlich der Frage, auf welche Gewebe sich die angesetzten Elemente vertheilen, und von welchen Geweben die zersetzten Elemente herstammen, immer auf Combinationen angewiesen bleiben, die den Werth einer strengen Beweisführung nur selten erreichen können.

Die Bilanz des thierischen Haushalts, die sich aus der Vergleichung der Einnahmen und Ausgaben ergibt, lässt sich durch eine *Stoffwechselgleichung* ausdrücken, in der man die Elemente der aufgenommenen und der ausgeschiedenen Stoffe einander gegenüberstellt und den letzteren diejenigen Elemente zuzählt, welche der Organismus entweder zurückhielt oder von seinen eigenen Geweben hergab, und deren Hinzufügung die beiden Seiten der Stoffwechselgleichung einander gleich macht. Ist vollständiges Gleichgewicht der einzelnen Einnahmen und Ausgaben vorhanden, so ist dieses ergänzende Glied der Gleichung = null; bei Gewebsansatz treten die zurückgehaltenen Elemente unter dem Zeichen +, bei Gewebsverbrauch treten die über den Betrag der Einnahmen hergegebenen Stoffe unter dem Zeichen — auf der Seite der Ausgaben auf. Wir führen beispielsweise eine Stoffwechselgleichung vom Hunde an, welche *Pettenkofer* und *Voit* ermittelten. Sie bietet zugleich das Beispiel einer möglichst *vollständigen* Bilanz. Der Hund bekam in 24 Stunden neben 1000 Grm. Trinkwasser 1500 Grm. Fleisch, seine respiratorische Sauerstoffaufnahme betrug 477,2 Grm., die Einnahmen und Ausgaben verhielten sich im Ganzen folgendermassen:

	C	H	N	O	Salze		Gesammtsumme
Einnahme	187,8	152,5	51,0	1566,4	19,5	=	1977,2
Ausgabe	184,0	157,3	51,1	1599,7	19,7	=	2011,8
Ueberschuss der Ausgaben	— 3,8	+ 4,8	+ 0,1	+ 33,3	+ 0,2	=	+ 34,6

Die Stoffwechselgleichung ist hiernach, wenn wir das den Ansatz oder Mehrverbrauch der Gewebe enthaltende Glied in [ ] einschliessen, folgende:

187,8 Ꞓ + 152,5 H + 51,0 N + 1566,4 Θ + 19,5 Salze = 184,0 Ꞓ + 157,3 H + 51,1 N + 1599,7 Θ + 19,7 Salze + [3,8 Ꞓ — 4,8 H — 0,1 N — 33,3 Θ — 0,2 Salze].

Da fast vollständiges Stickstoffgleichgewicht bestand, dagegen Ꞓ verschwunden, H und Θ aber mehr ausgeschieden als aufgenommen worden ist, so hat der Organismus in diesem Fall wahrscheinlich Fett angesetzt und ein Plus von Wasser ausgeschieden *).

Zur Herstellung eines Gleichgewichtszustandes zwischen Einnahmen und Ausgaben ist nicht eine bestimmte Form der Nahrung erforderlich, sondern es können verschiedene Nahrungsmittel denselben herbeiführen, sobald sie nur die Elemente, welche der Körper zum Wiederersatz bedarf, in genügender Menge enthalten. Unter den drei Gruppen organischer Nahrungsstoffe, Kohlehydrate, Fette und Eiweisskörper, sind es allein die letzteren, welche abgesehen von den unorganischen Bestandtheilen alle Elementarstoffe der Gewebe enthalten. Das Eiweiss ist daher der einzige Nahrungsstoff, welcher unter Umständen für sich allein ein Gleichgewicht des Stoffwechsels herzustellen vermag. Die Kohlehydrate und Fette können dies nur in ihrer Verbindung mit Eiweisskörpern. Auch der Leim kann das Eiweiss nicht ersetzen, obgleich er neben Eiweisskörpern gereicht einen gewissen Ernährungswerth besitzt (s. unten, 1). Fett für sich allein gegeben beschleunigt sogar die Zersetzung der stickstoffhaltigen Körperbestandtheile, indem der Stickstoff der Excrete einen höheren Werth als im Hungerzustand erreicht. Es ist somit Gleichgewicht möglich bei Ernährung 1) mit Eiweiss, 2) mit Eiweiss und Fett, 3) mit Eiweiss und Kohlehydraten, und 4) mit Eiweiss, Kohlehydraten und Fetten; der letztere Fall ist derjenige der gewöhnlichen normalen Ernährung.

1) Reine Eiweissernährung, Eiweiss und Leim. Eine reine Eiweissernährung ist annähernd hergestellt bei der Fütterung mit fettfreiem Fleische. Der Pflanzenfresser vermag bei reiner Fleischnahrung nicht auf die Dauer zu bestehen, ohne Zweifel weil seine Verdauungsorgane die zur Erhaltung des Gleichgewichts erforderliche Eiweissquantität nicht zu bewältigen vermögen; ebenso scheint der Mensch stets des Zusatzes der Kohlehydrate oder Fette zu bedürfen. Auch der Fleischfresser kann nach Voit bei reiner Fleischfütterung nur unter gewissen Bedingungen das Gleichgewicht seiner Einnahmen und Ausgaben erhalten, nur dann nämlich, wenn er durch eine vorausgegangene reichliche Ernährung viel Eiweiss und Fett in seinen Geweben abgelagert hat. Selbst dann hat übrigens der Organismus sehr bedeutende Eiweissmengen zur Erhaltung des Gleichgewichts

---

*) Pettenkofer und Voit, Münchener Sitzungsber. 1863. Voit, Zeitschr. f. Biologie Bd. 4. Seegen, Wiener Akademieber. Bd. 63. Stohmann, Journ. f. Landwirthsch. 1868 u. Zeitschr. f. Biologie Bd. 6. Henneberg, Göttinger Nachr. 1869.

nöthig. Dagegen vermag sich ein spärlich ernährtes Thier bei reiner Fleischfütterung nicht dauernd zu erhalten. Um Stickstoffgleichgewicht herzustellen, bedarf ein solches Thier so bedeutender, in der Regel steigender Fleischmengen, dass sehr bald die Verdauungsorgane dieselben nicht mehr zu bewältigen vermögen. Bis zu einem gewissen Grade kann Leim den Eiweissconsum ersparen, so dass bei Thieren, welche überhaupt im Stande sind mit lediglich stickstoffhaltiger Nahrung Gleichgewicht herzustellen, solches schon bei einer geringeren Eiweisszufuhr eintritt, wenn gleichzeitig Leim gereicht wird.

Ein wohlgenährter Hund von 30—35 Kilogr. Körpergewicht bedurfte bei Voit 1500 Grm. Fleisch täglich, um 49 Tage im Stickstoffgleichgewicht zu bleiben. Als derselbe Hund nach 42tägiger Fütterung mit nur 500 Grm. Fleisch etwa 3000 Grm. Fleisch d. h. eine diesem Gewicht entsprechende N-Menge der Excrete verloren hatte, erhielt er 20 Tage lang wieder 1500 Grm., setzte dabei aber nur 609 Grm. Fleisch und in 8 folgenden Tagen bei 2000 Grm. Zufuhr gar nichts mehr an, bei dann erfolgter Rückkehr zu 1500 Grm. überstieg die Ausfuhr die Einnahme. In einer andern Versuchsreihe erhielt derselbe Hund, nachdem er zuvor gehungert hatte, eine allmälig bis zu 1500 Grm. täglich ansteigende Fleischmenge. Damit setzte er sich 23 Tage lang in's Gleichgewicht, begann dann aber wieder abzumagern und wurde erst durch 2000 Grm. in's Gleichgewicht gebracht, ohne Fleisch anzusetzen. Als Pettenkofer und Voit ihrem Hunde 400 Grm. Fleisch und 200 Grm. Leim verabreichten, wurde noch ein Mehr von N ausgeschieden, bei 400 Fleisch und 250 Leim wurde aber schon N angesetzt: Kohlenstoff wurde in beiden Fällen mehr ausgeschieden als aufgenommen. In einer andern Versuchsreihe fand Voit, dass 168 Grm. trockener Leim 84 Grm. trockenes Fleisch oder Eiweiss ersetzen konnten. Vollständig wie der Leim verhält sich das durch Behandeln der Knochen mit HCl hergestellte Ossein *).

2) Ernährung mit Eiweiss und Fett oder Eiweiss und Kohlehydraten. Zusatz von Fett oder Kohlehydraten zum Eiweiss bewirkt eine relative Ersparung des letztern, so dass das Thier mit einer viel geringeren Menge Eiweiss (dem dritten bis vierten Theil der bei reiner Fleischfütterung erforderlichen) ausreicht, um Stickstoffgleichgewicht zu erhalten. Hierbei wird durch Stärke oder Zucker mehr Eiweiss erspart als durch eine Gewichtsmenge Fett, welche die nämliche Quantität Sauerstoff zu ihrer Verbrennung bedarf. Sowohl die Fette wie die Kohlehydrate begünstigen ferner die Fettablagerung in den Organen. Hierbei kann das in der Nahrung zugeführte Fett unmittelbar zur Ablagerung verwendet werden. Die Kohlehydrate dagegen können wahrscheinlich nicht selbst in Fett umgewandelt werden, sondern nur dadurch, dass sie die Abspaltung von Fett aus Eiweiss begünstigen. Während nämlich bei einer aus Fleisch und Stärke gemischten Nahrung eine Vermehrung des zugeführten Eiweisses alsbald den Fettansatz vermehrt, bleibt dieser annähernd unverändert, wenn

*) Voit, Zeitschr. f. Biologie Bd. 4, 9 u. 10.

man die Zufuhr von Stärke über eine Grenze steigert, bei der noch lange nicht das Maximum der Resorption erreicht ist. Das aufgespeicherte Körperfett kann unter Umständen, bei eintretendem Hunger oder bei mangelhafter, namentlich an Fetten und Kohlehydraten armer Nahrung als Ersatz des Nahrungsfettes dienen, indem ein fettreicher Organismus bei geringerer Fleischzufuhr als ein fettarmer sich in Stickstoffgleichgewicht zu setzen vermag, dabei jedoch sein eigenes Körperfett aufbraucht.

Als der Voit'sche Hund täglich 500 Grm. Fleisch und 250 Grm. Fett erhielt, schied er eine Stickstoffmenge aus, die 557 Grm. Fleisch entsprach, setzte also 57 Grm. von seinem Körperfleisch zu, und gleichzeitig setzte er, wie sich aus dem Körpergewicht berechnen liess, 75 Grm. Körperfett an, zersetzte also nur 175 Grm. von dem genossenen Fett. Bei täglich 500 Grm. Fleisch und 100 Grm. Zucker zersetzte er neben diesen 100 Grm. Zucker noch 151 Grm. seines Körperfetts und 537 Grm. Fleisch (stickstoffhaltiges Gewebe). Bei täglich 500 Grm. Fleisch und 300 Zucker zersetzte er aber bloss 466 Grm. Fleisch, 34 Fett und 300 Zucker. Als in einer mit Zuhülfenahme des Respirationsapparats ausgeführten Versuchsreihe Pettenkofer und Voit einem Hunde 2 Tage lang 400 Grm. Fleisch und 250 Grm. Stärke oder Zucker gaben, erschien sämmtlicher Stickstoff und Kohlenstoff in den Excreten wieder; als aber der Hund neben 400 Grm. Fleisch 200 Fett erhielt, so war zwar wieder N-Gleichgewicht, aber der Θ erschien nicht vollständig, vermuthlich weil das Thier Fett ansetzte. In ihren Wirkungen auf den Stoffumsatz sind Fett und Kohlehydrate niemals den Sauerstoffmengen äquivalent, deren beide zur Oxydation bedürfen. Während 100 Theile thierisches Fett etwa dieselbe Menge Θ zur Verbrennung bedürfen wie 240 Theile Stärke, sind in ihren Wirkungen auf den Stoffwechsel etwa 100 Theile Fett 175 Theilen Stärke äquivalent. Bei einer Versuchsreihe mit Stärke- und Fleischfütterung konnten P. und V. die zugeführte Stärke von 379 auf 608 Grm. steigern, ohne dass der (aus dem Körpergewicht und den Respirationsproducten berechnete) Fettansatz zunahm; wurde dagegen die Fleischzufuhr so gesteigert, dass 1469 statt 608 Grm. Eiweiss im Körper zersetzt wurden, so stieg auch der berechnete Fettansatz von 55 auf 112 Grm. Dass eine directe Ablagerung von Nahrungsfett in den Körperorganen stattfinden könne, suchte Hofmann nachzuweisen, indem er einen ausgehungerten Hund (bei dem das Körperfett bis auf geringe Spuren aufgebraucht ist) mit grossen Mengen von Fett bei nur geringem Fleischzusatz fütterte. Es ergab sich eine so bedeutende Fettablagerung, dass dieselbe unmöglich aus der Spaltung des Eiweisses abgeleitet werden konnte.

Bei ausschliesslicher Brodfütterung kann sich der Fleischfresser nur dann einige Zeit im Gleichgewicht erhalten, wenn er bereits sehr herabgekommen ist; in diesem krankhaften Zustand würde er aber ohne Zweifel nicht auf die Dauer am Leben erhalten werden. Reicht man dagegen dem Thier die im gefütterten Brod enthaltenen Nahrungsstoffe in der Form von Eiweiss und Stärke, so tritt wieder Gewebsansatz ein, und das Thier erhält sich. Diese Erscheinung hat darin ihren Grund, dass niemals alle N-haltige Substanz des Brodes vollständig ausgewerthet werden kann, sei es weil die bei der Brodfütterung im Darm eintretende saure Gährung die Peristaltik vermehrt (E. Bischoff), oder weil ein Theil der N-haltigen Substanz im Brode in einer nicht resorptionsfähigen

Form enthalten ist (Meissner). Zusatz von Fleisch oder der Fleischsalze (Liebig'schen Fleischextractes) zum Brode hat auf die Auswerthung desselben keinen Einfluss *).

3) Gemischte Ernährung. Der Vorzug jener Mischung von Nahrungsstoffen, wie sie unsere gewöhnlichen Nahrungsmittel darbieten, ergibt sich aus den soeben erörterten Bedingungen des Gleichgewichts der Ein- und Ausfuhr, wenn man hiezu noch die physiologischen Verhältnisse der Verdauung und Aufsaugung in Betracht zieht. Von den letzteren abgesehen würde die Ernährung mit Eiweiss und Fett offenbar die günstigsten Bedingungen des Gleichgewichts darbieten. Eine solche Ernährung ist aber wenigstens für den Menschen und den Pflanzenfresser wegen der Bedingungen der Verdauung nicht zuträglich: hier treten dann die Kohlehydrate für das Fett und wahrscheinlich in ähnlichem Sinn der Leim für das Eiweiss ersetzend ein. In der Physiologie der Nahrung wurde bereits erörtert, dass jene Gruppen von Nahrungsstoffen bei einer günstigen Ernährung in gewissen Mengeverhältnissen geboten sein müssen (§. 39). Auch dies bestätigt die Physiologie des Stoffwechsels. Reicht man dem Fleischfresser, der sich zuvor mit Fleisch und Fett oder mit Fleisch und Brod günstig ernährt hat, ausschliesslich Brod, also ein Nahrungsmittel, in welchem die Kohlehydrate sehr bedeutend über das Eiweiss überwiegen, so braucht das Thier steigende Mengen, und es nimmt dabei zwar nicht immer an Körpergewicht ab, aber anfänglich überwiegt der Stickstoff und Kohlenstoff der Excrete den Stickstoff und Kohlenstoff der Einnahmen, während von dem aufgenommenen Wasser im Körper zurückgehalten wird: die Gewebe werden also wasserreicher, wie sich auch daran zu erkennen gibt, dass bei der Rückkehr zur Fleischnahrung die Nieren reichlich Wasser secerniren. Zwischen den einzelnen Elementarbestandtheilen ergab die Brodfütterung beim Hunde erst nach 41 Tagen ein annäherndes Gleichgewicht, bei der Katze war ein solches gar nicht zu erreichen (Bischoff und Voit). Ebenso wird das Gleichgewicht zwischen den ein- und ausgeführten Elementarbestandtheilen gestört, wenn neben wenig Eiweiss unverhältnissmässig viel Fett oder neben wenig Fett oder Kohlehydrat unverhältnissmässig viel Eiweiss gefüttert wird. Im ersten Fall, bei übergrosser Fett- und spärlicher Eiweissnahrung, kann der Zustand dem bei ausschliesslicher Fettfütterung sich annähern, d. h. es kann noch mehr Eiweiss der Gewebe als beim Hunger zersetzt, gleichzeitig aber Fett angesetzt werden. Im zweiten Fall, bei übermässiger Fleischfütterung, wird bedeutend weniger Kohlenstoff ausgeschieden als aufgenommen, während sich annähernd Stickstoffgleichgewicht einstellt, eine Erscheinung, die wohl durch eine Abspaltung von Fett aus dem Fleische erklärt werden muss und somit wieder der Fett-

*) Pettenkofer und Voit, Zeitschr. f. Biologie Bd. 9. Hofmann, ebend. Bd. 8. E. Bischoff, ebend. Bd. 5.

bildung aus Eiweiss das Wort redet (Pettenkofer und Voit). Sowohl die Kohlehydrate wie die Fette der Nahrung verdanken ihre Bedeutung der unmittelbaren Verbrennung in der Blutbahn, durch welche sie bedeutende Wärme- und Kraftmengen erzeugen, während das Eiweiss wahrscheinlich vor seiner definitiven Verbrennung eine Spaltung in stickstoffreiche und stickstofffreie Paarlinge erfahren haben muss. Wird, wie dies vielleicht in der Leber geschieht, aus dem Eiweiss ein Kohlehydrat abgespalten, so verbrennt dieses, wie es scheint, sehr rasch, gleich den in der Nahrung zugeführten Kohlehydraten, unter Θ-Aufnahme zu $C\Theta_2$ und $H_2\Theta$ (vgl. S. 145). Wird dagegen Fett abgespalten, was wahrscheinlich der verbreitetere Vorgang ist, so kann dasselbe entweder ebenfalls sofort verbrennen oder als Körperfett für künftige Oxydationen aufbewahrt werden. Alles Reservefett des Thierkörpers oder jedenfalls der weitaus grösste Theil desselben scheint auf diese Weise aus der Spaltung von Eiweiss hervorzugehen. Dies ergibt sich theils aus der Erfahrung, dass der Fleischfresser bei reiner Fleischfütterung Fett ansetzen kann, während Fett ohne Eiweiss keine Fettaufspeicherung bewirkt (Pettenkofer und Voit), theils aus der Thatsache, dass wenn Fette, welche nicht im Körper enthalten sind, neben Eiweiss gereicht werden, trotzdem ein Reservefett abgelagert wird, welches der normalen Zusammensetzung des Körperfettes entspricht (Radziejewsky, Ssubotin). Veränderungen des Salzgehaltes der Nahrung beeinflussen den Stoffwechsel nur insofern, als gesteigerte Salzzufuhr durch die gleichzeitig vermehrte Wasseraufnahme den N-Umsatz beschleunigt (Weiske), und als Entziehung des Salzes durch die Verminderung des normalen Aschengehalts der Gewebe Störungen herbeiführt (Forster).

Als Radziejewsky Hunde mit Seifen fütterte, wurde von diesen nur wenig durch den Darm ausgeschieden, aber die Thiere setzten Fett an. Verwandte er Rübölseife, so fanden sich trotzdem im Unterhautgewebe die normalen Fette, nur wenig (nach Ssubotin wahrscheinlich gar kein) Erucin. Als ferner Ssubotin abgemagerten Hunden ein Gemenge von Talg und Spermacet neben Fleisch und Brod fütterte, lagerte sich im Unterhautzellgewebe nur normales Fett ab; bloss in der Nähe der Resorptionsapparate, im Netz und Gekröse, fanden sich geringe Mengen von Spermacet. Wurde nur stearinfreies Fett (Palmöl, aus Palmitin und Oleïn bestehend) oder nur oleïnfreies Fett (eine Stearinpalmitinseife) dargereicht, so enthielt trotzdem nach mehreren Wochen das Fettgewebe im ersten Fall Stearin, im zweiten Oleïn neben den andern Neutralfetten. Zusammengesetzter Art ist der Einfluss, welchen die Salze der Nahrung auf den Stoffwechsel ausüben. Eine ungewöhnliche Steigerung der Salzzufuhr, namentlich des Kochsalzes, scheint, abgesehen von den durch die gleichzeitig gesteigerte Wasserzufuhr gesetzten Veränderungen, die Stoffwechselvorgänge nicht zu beeinflussen. Ebenso werden diese durch eine ungewöhnliche Verminderung der Salzzufuhr nicht verändert, so lange man nur nicht unter die Grenze herabgeht, unter welcher die Organe an Salz verarmen. Diese für den Organismus unerlässliche Salzmenge ist aber sehr gering, so dass sie bei gemischter Ernährung in der Regel an und für sich schon in den Nahrungsmitteln enthalten ist (Forster).

Bei wirklichem Salzhunger nimmt zwar der Aschengehalt der Excrete beträchtlich ab; trotzdem wird dabei mehr Salz ausgeschieden als aufgenommen. Es treten daher nun auch Störungen der übrigen Stoffwechselvorgänge sowie functionelle Störungen der Centralorgane ein, welche letzteren schliesslich den Tod der Thiere herbeiführen, noch bevor derselbe durch die Störungen des Stoffwechsels eintreten würde (Forster)*).

4) Gleichgewicht bei verschiedenen Ernährungszuständen des Körpers. Für jeden Organismus gibt es bei jeder Art der Ernährung eine gewisse Minimalgrenze der Nahrungsquantität, unter die nicht herabgegangen werden darf, wenn der Organismus nicht dauernd von seiner eigenen Körpersubstanz zusetzen und daher schliesslich verhungern soll. Wenn es sich aber darum handelt, den Körper in demjenigen Gleichgewichtszustand seiner Bestandtheile zu erhalten, in welchem er sich gerade befindet, so können dazu sehr verschiedene Nahrungsquantitäten erforderlich sein. Der Organismus bedarf zur Erhaltung dieses Gleichgewichts um so mehr Nahrung, je besser genährt er bereits ist, und bei einer Nahrungsquantität, bei der ein gut genährter Körper von seinen eigenen Bestandtheilen verbraucht, kann ein schlecht genährter im Gleichgewicht sein oder sogar an Gewicht zunehmen. Anderseits gibt es aber auch eine gewisse Maximalgrenze des Gleichgewichts, über die hinaus ein weiterer Gewebsansatz nicht mehr stattfinden kann, indem sonst der Ueberschuss unresorbirt den Darm wieder verlässt, wobei in der Regel zugleich Verdauungsstörungen sich einstellen, welche alsbald jene Maximalgrenze des Gleichgewichts erheblich herabdrücken. Die zur Erhaltung des Körpers auf seinem Gleichgewicht erforderliche Nahrungsquantität wächst viel schneller als die Körpermasse; eine doppelt so grosse Menge von Fleisch, Fett u. s. w. bedarf also im selben Organismus mehr als das doppelte des zur Erhaltung der einfachen Menge erforderlichen Nahrungsmaterials: der Umsatz steigt schneller als der Ansatz.

Die Minimalgrenze des Gleichgewichts war bei dem Voit'schen Hunde für reine Fleischfütterung 500 Grm. täglich, wobei aber nur auf kurze Zeit das Gleichgewicht erhalten werden konnte, da, wie schon oben (unter 1) bemerkt wurde, ein schlecht genährter Hund, wie ihn das Eintreten der Minimalgrenze voraussetzt, sich nicht auf die Dauer von reinem Fleisch erhalten kann, sondern allmälig von seinem eigenen Fleisch zusetzt. Die Maximalgrenze betrug 2500 bis 2600 Grm. Wurde ihm mehr gereicht, so trat Erbrechen und Diarrhöe ein. Für gemischte Ernährung liegen die Grenzen wahrscheinlich noch viel weiter aus einander, da hier einerseits eine geringere absolute Quantität zur Erhaltung des Gleichgewichts ausreicht (Minimalgrenze), anderseits aber auch eine grössere Quantität von den Verdauungsorganen ertragen werden kann (Maximalgrenze).

*) Voit, Zeitschr. f. Biologie Bd. 5. Ssubotin, ebend. Bd. 6. Radziejewsky, Virchow's Archiv Bd. 43. Forster, Zeitschr. f. Biologie Bd. 9. Weiske, Journ. f. Landwirthschaft, XXII.

Doch existiren für die übrigen Ernährungsweisen noch keine ausreichenden Angaben. Ebenso ist das Problem, diejenigen Aequivalente der verschiedenen Ernährungsweisen aufzufinden, die den Körper in einem bestimmten Gleichgewichtszustand zu erhalten vermögen, bis jetzt noch nicht gelöst. Da mit steigender Zufuhr der Körper sich einer Grenze nähert, wo er alles zersetzt, gar nichts mehr ansetzt, so folgt hieraus schon, dass der Umsatz unverhältnissmässig rascher steigen muss als der Ansatz. In Bezug auf die stickstoffhaltigen Bestandtheile haben diese Thatsache Bischoff und Voit beim Hunde nachgewiesen und dann Henneberg und Stohmann beim Rinde bestätigt. Da schliesslich beinahe bei jeder Fleischmenge Gleichgewicht sich einstellt, so müssen zur Constatirung dieser Thatsache immer die ersten Tage nach dem Eintritt der gesteigerten Zufuhr benützt werden. Wir heben aus den zahlreichen Tabellen Voit's einige Zahlen hervor, die an einem Hunde von etwa 20 Kilogr. Körpergewicht gewonnen wurden:

Gefütterte Fleischmenge in Grammen	Zersetzte Fleischmenge in Grammen	Das Zersetzte in Bruchtheilen der Gesammtfleischmenge des Körpers und der Nahrung	Vorhergegangene Ernährung
1000	580	$^1/_{31}$	Gemischtes Fressen
1500	1186	$^1/_{17}$	"
1800	1356	$^1/_{15}$	3 Tage Hunger
2000	1753	$^1/_{11}$	Leim mit wenig Fleisch
2500	2153	$^1/_9$	1800 Fleisch täglich.

Aus diesen Zahlen ersieht man zugleich, dass die Beschaffenheit der vorherigen Ernährung von wesentlichem Einfluss ist. In noch höherem Grade macht sich dies bei der Vergleichung der reinen Fleischnahrung mit Fleisch- und Fettnahrung geltend. So fand Voit, dass, wenn einem fleischreichen Körper 100 Grm. Fleisch mehr als bisher zugeführt wurden, davon etwa 80 Grm. der Zersetzung anheimfielen, während ein fettreicher Körper unter den gleichen Umständen nur 36 Grm. und weniger zersetzte, alles übrige ansetzte. Fettreichthum begünstigt also unter sonst gleichen Verhältnissen den Fleischansatz; ähnlich wirken die Kohlehydrate, da diese ihrerseits wieder eine Aufspeicherung des Fettes ermöglichen, eine für die rationelle Ernährung sehr wichtige Thatsache, denn sie zeigt, dass zur Erzielung eines möglichst grossen Fleischansatzes eine zu auschliessliche Fleischkost keineswegs zweckmässig ist. Ferner ist von selbst einleuchtend, dass der spätere Fleisch- und Fettansatz bei der Mästung der Thiere immer kostspieliger wird. Uebrigens kommt für diese Frage ausserdem noch in hohem Grade die Verdaulichkeit der einzelnen Nährstoffe in Betracht, indem die Ausnutzung der Futterbestandtheile zunimmt, je weniger Bestandtheile derselben Art von leichterer Verdaulichkeit dargeboten sind; die Ausnutzung der Gesammtnahrung wird demnach geringer, wenn gleichzeitig Nahrungsstoffe gleicher Art von sehr verschiedener Verdaulichkeit aufgenommen werden (Henneberg und Stohmann). Geht man von einer bestimmten Ernährung zu einer andern über, so dauert es immer einige Zeit, bis der neue Gleichgewichtszustand sich hergestellt hat, und zwar im Allgemeinen um so länger, je mehr die beiden Ernährungsweisen sich unterscheiden. Beim Uebergang von einer geringeren zu einer grösseren Fleischration ist meistens am 4.—5. Tag schon das Gleichgewicht

vorhanden; lässt man aber eine reichliche Fleischnahrung nach vorhergegangenem Hunger eintreten, so kann eine doppelt so lange Zeit bis zur Erreichung dieses Punktes umlaufen. Hierbei nimmt die Zersetzung allmälig zu und dem entsprechend der Ansatz ab. So betrug in einem Versuch, in welchem von einer sparsamen gemischten Nahrung zu reiner Fleischfütterung von 1800 Grm. übergegangen wurde, und wo das Gleichgewicht sich nach 5 Tagen herstellte, der Ansatz am 1. Tag 289, am 2. und 3. Tag je 82, am 4. 29 und am 5. 8 Gr. Der tägliche Stickstoffumsatz stieg dabei allmälig von 20,2 auf 61,2 Gr. Wie hier beim Uebergang von einer spärlicheren zu einer reichlicheren Nahrung in den ersten Tagen der Ansatz sehr viel grösser ist und dann rasch sinkt, so findet umgekehrt beim Uebergang von einer reichlicheren zu einer spärlicheren Nahrung am ersten Tag noch eine verhältnissmässig sehr bedeutende Stickstoffausscheidung statt, und es nähert sich diese dann rasch derjenigen Grösse, die dem neuen Gleichgewichtszustand entspricht. — Wie durch Veränderungen der Ernährung, so werden auch durch Blutentziehungen, durch gesteigerte Absonderungen u. dgl. die Stoffwechselvorgänge beeinflusst. Eine Blutentziehung wirkt natürlich zunächst ebenso wie eine Nahrungsentziehung, indem sie den sonst bei derselben Nahrungsmenge möglichen Gewebsansatz vermindert; ausserdem erhöht sie nach Bauer regelmässig den Eiweissumsatz, wie sich an der vermehrten N-Ausscheidung zu erkennen gibt, dagegen sinkt die Θ-Aufnahme und $C\Theta_2$-Abgabe nach einigen Stunden, vermuthlich nimmt also auch die Fettzersetzung ab.

In dem Nachweis, dass die Menge der Zufuhr zu der Organmasse eines Thieres in einem bestimmten, übrigens mit dem Gewicht der zu ernährenden Masse wechselnden Verhältnisse stehen muss, liegt der Schwerpunkt der von Bischoff und Voit begonnenen und von dem letzteren Forscher theils allein, theils gemeinsam mit Pettenkofer fortgeführten Stoffwechseluntersuchungen. Obgleich nun dieser Satz offenbar schon angesichts der Thatsache, dass ein Organismus bei sehr verschiedenem Fleisch- und Fettreichthum existiren kann, sehr plausibel erscheinen muss, so ist derselbe doch von früheren Physiologen keineswegs angenommen worden. Die Meisten hielten vielmehr dafür, es könne nicht nur ein und derselbe Organismus sich in sehr verschiedenen Zuständen im Gleichgewicht befinden, sondern es könne ausserdem auch in einem und demselben Zustand je nach der Grösse der Zufuhr ein sehr verschiedener Verbrauch stattfinden. Eine Stütze schien diese Ansicht hauptsächlich in einem Versuch von Bidder und Schmidt zu finden. Sie beobachteten, dass einer Katze, die zur Erhaltung ihres Gleichgewichts 90 Grm. reines Fleisch auf 1 Kilogr. Körpergewicht bedurfte, bis zu 124 Gr. gegeben werden konnte, ohne dass ein Gewebsansatz eintrat, indem der Ueberschuss sogleich durch die Zunahme der Ausfuhr wieder entfernt wurde; in andern Fällen erfolgte zwar Gewebsansatz, aber da im Verhältniss zu diesem immerhin eine sehr grosse Menge N-haltiger Substanz zersetzt wurde, so schlossen B. und S., dass, sobald die Nahrungsquantität über den nothwendigen Bedarf steige, eine mit dem Ueberschuss steigende Menge derselben einer Luxusconsumtion, d. h. einer Zersetzung im Blute ohne vorherigen Eintritt in die Gewebsmasse, verfalle. Bei dem Streit über diesen Punkt wurden anfänglich von beiden Seiten zwei disparate Fragen mit einander vermengt, nämlich die Frage, ob alles über den Bedarf eines gewissen Gleichgewichtszustandes Zugeführte unnütz zersetzt

werde, und die andere, ob im Blut ebenso wie in den Geweben eine Zersetzung stickstoffhaltiger Materien vorkomme; erst neuerdings hat Voit den letzteren Punkt als für die Sache unwesentlich bei Seite gelassen und zugestanden, dass das Blut in dieser Beziehung sich wie andere stickstoffhaltige Gewebe verhalten dürfte (s. S. 450). Die wesentlichere Frage über die Theorie der Luxusconsumtion ist aber die erstgenannte. Die Schlüsse, welche in diesem Sinne zur Aufstellung der Luxustheorie führten, sind auf wahrscheinlich unzureichende und darum unrichtig gedeutete Beobachtungen gegründet. Dass im Allgemeinen im Organismus der Gewebsansatz so lange zunehmen kann, als es möglich ist den Umsatz zu steigern, kann nicht mehr bezweifelt werden *).

§. 88. Stoffwechsel im Hungerzustand.

Im Hungerzustand scheidet der Organismus fortan durch Nieren, Haut und Lungen Stoffe aus. Die Grösse dieser auf Kosten der Gewebe geschehenden Zersetzung richtet sich nach dem Stoffvorrath, der in Folge der vorausgegangenen Ernährung in den Geweben angesammelt ist. Ein wohlgenährter Organismus nimmt daher beim Hunger rasch an Gewicht ab und liefert mehr Harnstoff und Kohlensäure als ein dürftig genährter; in dem ersteren kann sogar bei völligem Hunger noch ein intensiverer Zersetzungsprocess stattfinden, als in dem letzteren bei Zufuhr von Nahrungsmitteln. Alle solche Unterschiede, die von der Beschaffenheit der vorausgegangenen Ernährung abhängig sind, verschwinden natürlich nach den ersten Hungertagen, und die Zersetzung verläuft bei verschiedenen Thieren derselben Species um so gleichmässiger, je mehr man sich den späteren Stadien der Verhungerung nähert. Ausserdem ist aber der Verlauf des Hungers von der Qualität der vorausgegangenen Ernährung mitbedingt. Ein fettreicher Organismus erträgt den Hunger relativ am längsten. Ein Thier, das vor dem Hunger reichliche Fleischfütterung erhielt, zersetzt sogleich in den ersten Hungertagen den aufgespeicherten Ueberschuss. Ein Thier dagegen, das mit Fleisch und Fett gefüttert wurde, hält einen Theil seines Eiweisses noch längere Zeit zurück, indem, wie es scheint, in Folge der Verbrennung des Fettes die Oxydation des Eiweisses verlangsamt wird. Die Abhängigkeit der Eiweisszersetzung beim Hungern von dem Eiweissgehalt der Gewebe gilt übrigens selbstverständlich nur innerhalb einer und derselben Thierspecies. Bei verschiedenen Arten ist das Verhältniss des Gesammteiweissgehalts der Gewebe zu demjenigen Theil desselben, welcher beim Hunger zerstört wird, je nach der sonstigen Organisation der Thiere ein sehr verschiedenes. Im Allgemeinen zerstören kleinere Thiere relativ viel mehr stickstoffhaltige Substanz als grössere.

*) Bidder u. Schmidt, Verdauungssäfte und Stoffwechsel. Bischoff u. Voit, die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers. Voit, Zeitschr. f. Biologie, Bd. 1—7. Pettenkofer u. Voit, Münchener Akademieberichte, 1866 u. 1867. Bauer, Zeitschr. f. Biologie Bd. 8.

In den einzelnen Organen des hungernden Thieres verläuft der Zersetzungsprocess mit sehr verschiedener Intensität. Man kann hierauf aus den Gewichtsverlusten schliessen, welche die Organe beim Hunger erfahren. Am beträchtlichsten werden die Fettablagerungen reducirt, auch die Muskeln schwinden bedeutend; dann folgen Haut, Knochen, Leber, Darmcanal. Den geringsten Schwund zeigt das Nervensystem. Die Abnahme der Blutmenge entspricht ungefähr dem Mittel aus der Gewichtsabnahme der Organe. Zuweilen nimmt der relative Wassergehalt der Organe zu. Die Gesammtabnahme der festen Bestandtheile kann bis zum erfolgenden Hungertode bei einem zuvor gut genährten Thier nahezu die Hälfte des Körpergewichts betragen.

Als Beleg für die obigen Sätze geben wir zunächst eine der Versuchsreihen von Voit. Das Körpergewicht des Hundes betrug 35 Kilogr.; aus der Harnstoffausscheidung (A) ist der unter B verzeichnete Fleischumsatz durch Einführung eines den N im Harnstoff deckenden Fleischgewichts berechnet; unter C ist täglich die Gesammtmenge des an den künftigen Tagen noch der Zerstörung anheimfallenden Fleisches, unter D das täglich zerstörte in Bruchtheilen des noch zerstörbaren bestimmt.

	A. Harnstoff	B. Fleischumsatz	C. Zerstörbares Fleisch	D. Täglich zerstörtes
Vor dem Hunger	180,8	2488		
1. Hungertag	60,1	823	3700	1/4
2. „	24,6	341	2877	1/8
3. „	19,2	262	2536	1/10
4. „	17,4	237	2274	1/10
5. „	12	168	2037	1/12
6. „	13	182	1869	1/10
7. „	12,6	170	1687	1/10
8. „	10,2	138	1517	1/11.

Die andern Hungerreihen sind von der vorstehenden und unter einander hauptsächlich nur in Bezug auf die am ersten, höchstens noch zweiten Hungertag ausgeschiedene Harnstoffmenge unterschieden. War nämlich das Thier schlecht genährt, so sank sogleich am ersten Hungertag die Harnstoffmenge auf 14 Grm. und nahm dann weiterhin nicht viel mehr ab, so dass der täglich zerstörte Bruchtheil stickstoffhaltiger Substanz (D) für die späteren Hungertage in allen Versuchen in einem ziemlich constanten Verhältniss zu der im Körper vorhandenen Fleischmenge blieb. Jenen von der vorangegangenen Ernährung abhängigen, an Menge sehr wechselnden Theil des Eiweisses, der in den ersten Hungertagen der Zersetzung anheimfällt, nennt Voit „Vorrathseiweiss", dasjenige Eiweiss dagegen, welches Tag für Tag einen ziemlich constanten Bruchtheil zur Zersetzung liefert. nennt er „Organeiweiss", ohne übrigens mit diesen Ausdrücken sagen zu wollen, dass nicht beide an die Organe gebunden seien. Nur soll das Vorrathseiweiss loser, das Organeiweiss fester gebunden sein. V. schätzt, dass von jenem 70 Proc. an den zwei ersten Hungertagen zersetzt werden, während von dem letzteren täglich etwa 1 Proc. in Harnstoff übergehe. Uebrigens muss hervorgehoben werden, dass, wie schon Frerichs beobachtet

und Voit bestätigt hat, die Stickstoffausscheidung beim Hunger nicht immer diesen regelmässigen Verlauf nimmt. Zuweilen stellt sich nach mehreren Tagen noch einmal eine Zunahme der Harnstoffausscheidung ein. Es ist wahrscheinlich, dass dies mit der Fettmenge des Körpers zusammenhängt, und dass jene Periode gesteigerter Harnstoffbildung mit dem Zeitpunkt zusammentrifft, wo das anfänglich vorwiegend der Verbrennung anheimfallende Fettgewebe vollständig aufgebraucht ist. Der Pflanzenfresser wird beim Hunger gewissermassen zum Fleischfresser, indem er sein eigenes Fleisch aufbraucht, daher auch die Excrete, namentlich der Harn, die entsprechenden Veränderungen erfahren.

Ueber den Gewichtsverlust der Organe beim Hunger liegen Beobachtungen von Chossat, C. Schmidt, Schuchardt und Voit vor. Alle diese Beobachtungen leiden natürlich an dem Uebelstand, dass es dabei nöthig ist, verschiedene Thiere mit einander zu vergleichen, indem man annimmt, dass bei dem verhungerten Thier vor dem Eintreten des Hungerversuchs jedes Organ denselben Bruchtheil des Körpergewichts ausmachte wie bei einem andern Normalthier, dessen Organe man zur Vergleichung gewogen hat. Wir lassen die Resultate einer Beobachtung von Voit an der Katze hier folgen:

Organe	100 Grm. frisches Organ verlieren	100 Grm. trockenes Organ verlieren	Von 100 Grm. Gesammtverlust treffen auf
Knochen	13,9	—	5,4
Muskeln	30,5	30,2	42,2
Leber	53,7	56,6	4,8
Nieren	25,9	21,3	0,6
Milz	66,7	63,1	0,6
Pankreas . . .	17,0	—	0,1
Hoden	40,0	—	0,1
Lungen	17,7	18,8	0,3
Herz	2,6	—	0,02
Darm (leer) . . .	18,0	—	2,0
Hirn u. Rückenmark	3,2	0	0,1
Haut (mit Haaren)	20,6	—	8,8
Fettgewebe . . .	97,0	—	26,2
Blut	27,0	17,6	3,7
Rest	36,8	—	5,0

Man ersieht aus dieser Tabelle, dass das Fett bei weitem dem bedeutendsten Verbrauch unterworfen ist, während die Muskeln wegen ihrer Masse den grössten Theil des Gesammtverlustes ausmachen. Den geringsten Verlust zeigen die Centralorgane des Nervensystems. In diesen Hauptpunkten stimmen auch die Versuchsreihen der andern Beobachter mit der Voit'schen Tabelle überein, während dieselben in vielem Andern abweichen. Namentlich sind die Angaben über die Abnahme der Blutmenge sehr schwankend, was wohl von der Unzuverlässigkeit der Methoden herrührt. Voit hat die Blutmenge nach der Welcker'schen Methode (S. 288) ermittelt*).

*) Chossat, recherches expér. sur l'inanition, Paris 1843. Bidder und Schmidt, a. a. O. Schuchardt, Dissert. Marburg 1847. Voit, Zeitschr. f. Biologie, Bd. 2. F. A. Falck, Beiträge z. Physiol., Hygiene etc. 1875.

§. 89. Stoffwechsel bei Muskelarbeit.

Durch Muskelarbeit wird, wie aus der Physiologie der einzelnen Secrete hervorgeht, die Gesammtmenge der Absonderungen vergrössert, während gleichzeitig das Nahrungsbedürfniss und die Quantität des aufgenommenen Sauerstoffs zunimmt. Dabei trifft aber jene Vermehrung der Ausscheidungen die einzelnen Secrete in sehr verschiedenem Maasse: am beträchtlichsten vermehrt sich die exspirirte Kohlensäure (S. 403), in der Regel unbedeutend, zuweilen gar nicht merklich ist die Zunahme der Harnstoffausscheidung (S. 446). Dabei zeigt jedoch, wie E. Smith bemerkt hat, die letztere häufig erst einige Stunden nach wiedereingetretener Ruhe eine offenbar noch von der Arbeit herrührende Mengezunahme. Immerhin lässt sich aus den vorliegenden Thatsachen schliessen, dass zwar die Zersetzung aller Gewebsbestandtheile durch Muskelarbeit beschleunigt wird, dass aber doch vorwiegend hierbei die stickstofffreien Bestandtheile verbraucht werden. Diese aus den Gesammtverhältnissen des Stoffwechsels resultirende Thatsache bestätigt die Auffassung, welche wir früher (§. 32, S. 151) bereits im Allgemeinen bezüglich der Quellen der Muskelarbeit entwickelt haben.

Die durch die Versuche von Simon, Lehmann und Speck, Beigel u. A. festgestellte Thatsache, dass bei Muskelarbeit die Harnstoffausscheidung vermehrt wird, hat genügt, um die Physiologen bis in die neueste Zeit an der vorzugsweise von Liebig ausgebildeten Lehre festhalten zu lassen, dass die Muskelarbeit ausschliesslich in der Zersetzung der stickstoffhaltigen Gewebe ihre Quelle habe. Der Erste, der darauf aufmerksam machte, wie sehr die Steigerung der CO_2-Ausscheidung über die der Stickstoffzersetzung überwiegt, war Voit. In seinen Versuchen am Hunde zeigte sich immerhin noch eine mehr oder minder erhebliche Zunahme der Harnstoffmenge während der Arbeit. Von Pettenkofer und Voit wurden aber endlich Beobachtungen am Menschen mit gleichzeitiger Untersuchung der Respiration und der Nierenabsonderung angestellt, bei welchen die Harnstoffabsonderung bei Ruhe und Arbeit völlig constant blieb.

	Hunger		Mittlere Kost		Eiweiss-reicheKost	Stickstoff-lose Kost
	Ruhe	Arbeit	Ruhe	Arbeit	Ruhe	Ruhe
In 24 Stunden						
Ausgeschiedene CO_2	695	1187	930	1134	1003	839
Ausgeathmetes H_2O	814	1177	957	1412	1110	925
Aufgenommener O	743	1072	867	1006	850	808
Harnstoff	26,3	25,0	37,2	37,3	55,8	27,7

Trotzdem blieben die genannten Forscher bei der Ansicht, dass die Muskelkraft aus der Zersetzung der Eiweisskörper des Muskels ihren Ursprung nehme. Der Organismus ist nach Voit's Hypothese ein Apparat, der durch Eiweisszersetzung immer gleich viel Kraft entwickelt; diese Kraft werde aber während der Ruhe für andere Zwecke verwendet. Dass eine nach dieser Hypothese gebaute Arbeitsmaschine äusserst unzweckmässig construirt wäre, erhellt ohne weiteres. Entweder sind die sonstigen Zwecke, denen die Eiweisszersetzung während der Ruhe dient, im thierischen Haushalt von Bedeutung: dann ersieht man nicht, wie für dieselben während der Arbeit gesorgt werden soll; oder sie sind ohne Bedeutung: dann unterhält der Thierkörper fast fortwährend eine unnöthige Luxusconsumtion. Es kann nun aber offenbar diese ganze Frage auf folgendem Wege direct entschieden werden: man untersucht, ob die in einer gegebenen Zeit, während deren Arbeit geleistet wird, stattfindende Eiweissverbrennung ausreicht, um den Arbeitsaufwand zu decken. Fick und Wislicenus haben diesen Weg eingeschlagen. Sie genossen 31 Stunden lang nur stickstofffreie Nahrung nebst Getränk: in die 17.—22. Stunde dieser Zeit fiel eine höchst beschwerliche Bergbesteigung (Faulhorn). Es wurde dann der Stickstoffgehalt des Harns in der Zeit vor geleisteter Arbeit, während und nach derselben ermittelt. Die während der Arbeit und 6 Stunden nachher gelieferte Stickstoffquantität betrug 5,742 (F.) und 5,549 (W.) Grm., entsprechend 37,17 und 37,0 Grm. Eiweiss. Die Verbrennung dieser Menge entspricht, wenn man die von Frankland ermittelten Wärmeeinheiten des Muskels (§. 91) zu Grunde legt, 68690 und 68376 Kilogrammmetern Arbeit. Die wirkliche Arbeit war aber die Erhebung von 66 (F.) und 76 (W.) Kilogr. Körpergewicht auf 1956 Meter, d. h. 129096 und 148656 Kilogrammmeter, eine Zahl, die mit Hinzurechnung der Arbeit der Respirationsmuskeln und des Herzens sich noch etwa verdoppeln dürfte, bis zu 320000 und 370000 Kilogr.-Met.; dann würde aber das verbrannte Eiweiss noch kaum ausreichen, um den fünften Theil dieser Arbeit zu decken. Da diese Untersuchung sich nicht auf eine längere Dauer erstreckt und eine Vergleichung mit der Eiweissverbrennung bei gleicher Zufuhr während der Ruhe nicht in Betracht zieht, so lässt sie darüber, ob und in welchem Grade das Eiweiss selbst an dem gesteigerten Verbrennungsprocess Theil nimmt, keinen Schluss zu: wohl aber bestätigt dieselbe die schon aus den frühern Versuchen zu folgernde Thatsache, dass die Muskelarbeit vorzugsweise auf Kosten der Verbrennung stickstofffreier Materialien geschieht *).

*) Voit, über den Einfluss des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbew. 1860. Pettenkofer und Voit, Zeitschr. f. Biologie Bd. 2. Fick und Wislicenus, Züricher Vierteljahrsschr. 1865. Vgl. ausserdem §. 24 und 32.

VI. Die Wärmebildung.

§. 90. Eigenwärme des Körpers und seiner einzelnen Theile.

Unter den verschiedenen Theilen des menschlichen Körpers haben diejenigen, die leicht ihre Wärme nach aussen abgeben, wie die Hautoberfläche, Mundhöhle und Mastdarm, eine etwas wechselnde Eigenwärme. Dagegen ist die Temperatur der innern Theile in hohem Grade constant. Die Wärme des Blutes beträgt im Mittel etwa 38° C., sie schwankt aber je nach der Gefässprovinz und dem Zustand des Organismus um einige Grade. In der untern Hohlvene ist sie höher als in der obern; ebenso übertrifft die Wärme des Lebervenen- diejenige des Pfortader-, die Wärme des Nierenvenen- diejenige des Nierenarterienblutes. Dagegen ist das Blut des linken Herzens und der Lungenvenen etwas kälter als das Blut des rechten Herzens, wahrscheinlich weil die höhere Wärme der Abdominalorgane mehr auf das letztere einwirkt; die Blutwärme in den Hautarterien übertrifft wegen der Abkühlung an der Hautoberfläche meistens die Blutwärme in den Hautvenen; aus demselben Grunde ist im Allgemeinen das Blut der oberflächlich gelegenen Theile niedriger temperirt als das Blut der tiefer gelegenen. Durch die Function wird die Temperatur des Venenbluts der Organe in Folge der erhöhten Wärmebildung, welche in der Regel die Function begleitet, meistens gesteigert.

Die Eigenwärme der Organe ist von der Temperatur des sie durchströmenden Blutes, von der ihre Function begleitenden Wärmebildung und von der grösseren oder geringeren Wärmeableitung abhängig. Die höchste Eigenwärme kommt einerseits den Organen der Unterleibshöhle, namentlich der Leber und Niere, anderseits dem Gehirn zu. Die Temperatur der Lunge ist höher an den gegen das Zwerchfell und das Herz gerichteten Theilen als an der die Brustwand begrenzenden Oberfläche. Ebenso ist in den tiefer gelegenen Muskeln die Temperatur höher als in den oberflächlichen. Functionelle Temperatursteigerungen scheinen vorzugsweise in den Drüsen (Speicheldrüsen, Niere, Leber), in den Muskeln und im Gehirn von Einfluss auf die Eigenwärme der Organe zu sein.

Auf die Eigenwärme des Gesammtkörpers pflegt man aus der Temperatur gewisser der Messung leicht zugänglicher Theile (Mastdarm, Mund- und Achselhöhle) zurückzuschliessen, da sich im Allgemeinen voraussetzen lässt, dass, wenn die Temperatur der meisten inneren Organe zu- oder abnimmt, dies auch in den Temperaturveränderungen jener der Messung unterworfenen Theile sich aussprechen wird. Es sind daher vorzugsweise die Schwankungen der Eigenwärme unter verschiedenen Be-

dingungen, welche man auf diesem Wege ermittelt hat. Hiernach ist das Tagesmittel der Eigenwärme unter normalen Verhältnissen in hohem Grade constant, es beträgt im Mastdarm gemessen 37,2° C. Die normalen täglichen Schwankungen der Eigenwärme, die sich auf 1—1,5° C. belaufen, zeigen einen regelmässigen Verlauf, indem jede Tagesperiode sich in vier Abschnitte theilen lässt: in ein Minimum, welches nach Mitternacht (1 h 30) beginnt und bis zum Morgen (7 h 30) dauert, in eine Periode der steigenden Temperatur, welche sich von da bis zum Nachmittag (4 h) erstreckt, in ein Maximum, das bis zum Abend (9 h) andauert, und in eine Periode der sinkenden Temperatur (9 h — 1 h 30). Diese Schwankungen sind auch an Hungertagen noch bemerkbar, aber weniger ausgeprägt als bei Nahrungsaufnahme, und das Tagesmittel liegt während der Inanition erheblich niedriger. Wird die Nahrung dauernd entzogen, so zeigt die Temperatur hauptsächlich im Anfang und sodann kurz vor eintretendem Hungertode ein merkliches Sinken; im Ganzen beträgt ihre Abnahme 5—6° C. Ausserdem verändern alle Einflüsse, welche die Bedingungen der Wärmeerzeugung oder Wärmeableitung alteriren (§. 91), theils die mittlere Eigenwärme, theils den Verlauf ihrer Schwankungen. Hierbei sind jedoch, wie Jürgensen nachwies, die durch solche Einflüsse hervorgerufenen Schwankungen der Eigenwärme stets in solchem Sinne wirksam, dass sie sich in ihrem Einfluss auf die mittlere Eigenwärme zu compensiren streben. Die Mittelzahl der täglichen Körperwärme lässt sich daher beim erwachsenen Menschen annähernd als eine constante betrachten.

Temperatur des Blutes. G. Liebig und Cl. Bernard fanden zuerst, dass die Temperatur des Blutes im rechten Herzen constant wärmer als im linken sei; sie führten dies auf die Abkühlung zurück, welche das Blut in den Lungen erfahre, eine Annahme, die darin eine gewisse Bestätigung zu finden schien, dass Colin zwischen dem Hautarterien- und Hautvenenblut einen analogen Unterschied auffand; doch konnte dieser Beobachter Temperaturunterschiede zwischen den beiden Herzblutarten nicht durchweg nachweisen, ebenso erhoben Lombard auf Grund approximativer Berechnungen und Jacobson nach directen Versuchen Widerspruch, letzterer fand sogar das linke Herz etwas wärmer als das rechte. Neuerdings haben jedoch Heidenhain und Körner die Liebig-Bernard'sche Behauptung wieder bestätigt. In 95 von 96 Messungen war das rechte Herz wärmer als das linke, eine Abhängigkeit dieses Temperaturunterschieds von der Lungenventilation aber nicht nachzuweisen; die Temperatur der Einathmungsluft hatte überhaupt einen sehr geringen Einfluss auf die Blutwärme, und dieser Einfluss machte sich in beiden Herzhälften fast gleichmässig geltend. Bei Suspension der Athmung gleichte sich zwar die Temperaturdifferenz aus, es beruhte dies aber offenbar auf dem jähen Sinken der gesammten Bluttemperatur. H. und K. kommen daher zu dem Resultat, dass jene Temperaturdifferenz von der anatomischen Lagerung des rechten Herzens und von der Dünne seiner Ventrikelwand herrührt, durch welche eine leichtere Ausgleichung mit den höher temperirten Organen der Abdominalhöhle möglich ist; eine Bestätigung findet diese Ansicht in den von denselben Beobachtern nachgewiesenen

Temperaturdifferenzen der verschiedenen Theile des Lungengewebes. Wir geben für die Temperaturunterschiede des Blutes folgendes Versuchsbeispiel:

Linker Ventrikel	37,10		Cava inf. 38,0	Diff. + 0,9
Rechter „	37,40	Diff. + 0,3	Cava sup. 36,78	„ — 0,32.
Aorta	39,93	„ — 0,17		

Functionelle Temperatursteigerungen der Organe. In Folge der mit der Function der Organe verbundenen Vermehrung des Stoffumsatzes wird allgemein die Wärme derselben gesteigert, und diese Temperaturerhöhung theilt sich sodann dem aus den Organen abfliessenden Venenblut mit. Die Temperaturunterschiede der innern Theile sowie der verschiedenen Blutarten sind daher zu einem grossen Theil von solchen functionellen Temperatursteigerungen abhängig. Sehr bedeutend scheinen letztere namentlich auch in der Leber zu sein, wie schon der Umstand, dass das Lebervenenblut nach den vorliegenden Messungen die am höchsten temperirte Blutsorte ist, wahrscheinlich macht. Bernard fand ferner, dass sowohl das Pfortader- wie das Lebervenenblut in der Zeit der Verdauung erheblich wärmer ist als im nüchternen Zustand; in geringem Grade wirken diese Schwankungen auch auf das rechte, nicht aber auf das linke Herzblut ein. So fand B. beim Hunde:

Rechtes Herz	38,8° C.	Nüchtern	Pfortader	37,8° C.	Seit 4 Tagen hungernd
Linkes „	38,6		Lebervene	38,4	
Rechtes „	39,2	Verdauend	Pfortader	39,7	Verdauend.
Linkes „	37,1		Lebervene	41,3	

Nach nicht veröffentlichten Beobachtungen über den Gang der Körperwärme bei einem Hunde mit Gallenfistel, welche mir Fr. Arnold mittheilte, halten während des Hungerzustandes die Schwankungen der Eigenwärme sehr genau gleichen Schritt mit den Schwankungen der Gallensecretion, namentlich mit der Menge der festen Gallenbestandtheile. Ueber die functionellen Temperatursteigerungen der Speicheldrüsen, der Muskeln, des Gehirns vgl. die Physiologie dieser Organe *).

Die periodischen Tagesschwankungen der Eigenwärme sind von Lichtenfels und Fröhlich, Bärensprung und zuletzt in ausgedehnten und sorgfältigen Versuchsreihen von Jürgensen studirt worden. Letzterer zeigte namentlich ihre relative Unabhängigkeit von der Nahrungsaufnahme und den compensatorischen Gang ihrer Schwankungen bei Einflüssen, welche die Wärme entweder vorübergehend vermehren (wie Nahrungsaufnahme, Muskelarbeit, warme Bäder) oder sie vermindern (wie Hunger, laue und kalte Bäder). Selbst in fieberhaften Krankheiten macht sich insofern ein Compensationsbestreben gegen die abnorm hohe Temperatur geltend, als Einwirkungen, welche beim Gesunden keine dauernde Herabsetzung der Körperwärme hervorbringen, wie kalte Bäder oder Chinin, solche im Fieber erzeugen, und als in der Reconvalescenz fieberhafter Krankheiten ein starker Abfall der mittleren Eigenwärme eintritt, als Compensation der vorangegangenen Temperatursteigerung.

---

*) G. Liebig, die Temperaturunterschiede des venösen und arteriellen Blutes, 1853. Cl. Bernard, Vorlesungen über die thierische Wärme, übers. von Schuster, 1876. Heidenhain, Pflüger's Arch. Bd. 4.

Im allgemeinen halten die Temperaturschwankungen ziemlich gleichen Schritt mit den Schwankungen der Pulsfrequenz (§. 78). Auch in den einzelnen Lebensaltern zeigt die Eigenwärme bestimmte Verschiedenheiten. Sie ist am höchsten beim Neugeborenen (37,8°), sinkt dann allmälig, um sich dann beim Erwachsenen sehr constant zu erhalten. Uebrigens wechselt beim Neugeborenen die Temperatur nicht gesetzmässig wie beim Erwachsenen, sondern innerhalb weiterer Grenzen, unabhängig von der Tageszeit, und die Compensation ist weit unvollkommener (Jürgensen); wahrscheinlich ist das letztere auch im höheren Alter wieder der Fall. Ueber die Temperatur während des Verhungerns haben Chossat und C. Schmidt Beobachtungen angestellt*).

§. 91. Wärmeökonomie des Körpers.

Wie der Organismus durch das Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben des Stoffs seine stoffliche Zusammensetzung bewahrt, so erhält er seine constante Temperatur durch ein Gleichgewicht der Wärmeeinnahme und Wärmeausgabe. Aber zwischen dieser Statik des Wärmewechsels und der Statik des Stoffwechsels bestehen bemerkenswerthe Unterschiede. Der Thierkörper nimmt seine Wärme nicht wie seine Nahrung von aussen, sondern er erzeugt sie in sich selber. Man kann daher, wenn man in Bezug auf die Wärme von einem Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben redet, hierunter auch nur das Gleichgewicht zwischen der durch die Verbrennung der Nahrungsstoffe erzeugbaren und der durch Abgabe nach aussen verlorenen Wärme verstehen. Dann ist aber eine Constanz der Eigenwärme möglich, ohne dass so viel Wärme verausgabt wird als nach Maassgabe der im Körper verbrannten Stoffe zur Verfügung steht, weil nach dem Gesetz der Aequivalenz der lebendigen Kräfte jede in anderer Form zu Tage tretende Kraftleistung, namentlich jede mechanische Bewegung des Thierkörpers, einen Abzug von der erzeugten Wärme bedingen muss. Ein Gleichgewicht zwischen Wärmeeinnahme und Wärmeausgabe ist somit nur dann zu erhalten, wenn man sich die in anderer Form existirende Krafterzeugung in die ihr äquivalente Wärmemenge zurückübersetzt denkt. Die Thatsache, dass die Eigenwärme des Körpers und seiner Organe sich beim Menschen und den warmblütigen Thieren in hohem Grade constant erhält, zeugt aber nicht bloss für ein in der Regel bestehendes Gleichgewicht zwischen Wärmeproduction und Wärmeverlust, sondern ausserdem für die Existenz von Vorrichtungen, durch welche jenes Gleichgewicht, wenn es vorübergehend gestört wird, innerhalb gewisser Grenzen leicht wieder hergestellt werden kann. Der Organismus bewirkt diese Wärmeregulirung, indem er bei gesteigertem Wärmeverlust theils die Wärmeproduction vergrössert, theils sonstige Wärmeverluste herabmindert,

*) Lichtenfels und Fröhlich, Denkschriften der Wiener Akademie Bd. 3. v. Bärensprung, Müller's Archiv 1851. Jürgensen, die Körperwärme des gesunden Menschen, 1873. Chossat, Bidder und Schmidt a. a. O.

und indem er bei erhöhter Wärmebildung theils seine Wärmeverluste stei. gert, theils aber moderirend auf die Wärmeproduction selber einwirkt. Die Kenntniss der Wärmeökonomie des thierischen Körpers stützt sich daher auf die Untersuchung der Quellen der Wärmebildung und der Wege für die Wärmeausgaben.

1) Quellen der Wärmebildung. Die Bestandtheile der Nahrung und der Gewebe des Thierkörpers haben bei dem Verbrennungsprocess, dem sie während des Stoffwechsels anheimfallen, als Wärmeerzeuger einen sehr verschiedenen Werth. Unter den drei Gruppen organischer Nahrungs- und Gewebsstoffe besitzen den grössten Wärmewerth die Fette, einen geringeren die Kohlehydrate, den geringsten die Eiweisskörper. Die Zufuhr dieser Stoffe in der Nahrung scheint daher auch in der angegebenen Reihenfolge die Wärmebildung zu steigern. Ausser der Verbrennung kann aber die einfache Spaltung vorhandener Verbindungen Wärme frei machen, während bei der Synthese Wärme gebunden wird. Namentlich ist der Aus- und Eintritt des Wassers von solchen Wärmeveränderungen begleitet (Berthelot). So werden ohne Zweifel auch im thierischen Körper die Spaltungsprocesse der Eiweisskörper und Kohlehydrate, die Zersetzung und Wasseraufnahme der Fette von Wärmeerscheinungen begleitet sein. Da aber im Thierkörper solche Spaltungen, die zu einfacheren Verbindungen mit festerer Gruppirung der Atome führen, überwiegen, so wird nach den allgemeinen Principien der Wärmelehre auch bei diesen an sich ohne Aufnahme von Ө und Abgabe von $ĠӨ_2$ verlaufenden Processen im Ganzen mehr Wärme entwickelt als gebunden werden (§. 24). Im gesunden Zustande wird das Steigen und Sinken der Wärmeproduction fast ausschliesslich bestimmt durch die äusseren Wärmeverluste, durch die Verdunstung und Ausstrahlung an der Körperoberfläche und durch die Arbeitsleistung, welche letztere stets eine den Bedarf der Arbeit etwas übersteigende Consumtion und daher eine geringe Wärmeerhöhung der arbeitenden Organe herbeiführt. Doch wird selbst bei der stärksten Muskelarbeit die Temperatur der Haut kaum mehr als um 1° C. erhöht, da sehr bald durch vermehrte Respiration und Transspiration die Wärmeausgaben entsprechend gesteigert werden (Forel). Neben dieser Compensation durch Verdunstung und Strahlung ist das Nahrungsbedürfniss mit seinen Schwankungen nach äusserer Temperatur, Jahreszeit u. s. w. ein ziemlich sicherer Regulator der Wärmebildung. Dagegen kann namentlich in dem pathologisch gestörten Organismus die Stoffconsumtion und in Folge dessen die Wärmebildung Schwankungen erfahren, durch welche dann die Eigenwärme der Organe und des Blutes sich von ihrer normalen Grösse mehr oder weniger entfernt, namentlich wenn die compensatorischen Veränderungen der Wärmeausgabe sehr ungenügend sind. Hierdurch muss aber die pathologische Störung selbst schliesslich bedeutend vergrössert werden; denn der Organismus des Warmblüters erträgt eine auch nur wenig gesunkene oder gesteigerte Eigenwärme auf die Dauer nicht: bei einer Temperatur von 40° C. sterben Hunde in

2—6 Stunden, während ihre Körpertemperatur auf 43—45° steigt (Obernier, Ackermann); auf 18—20° abgekühlt verlieren Kaninchen die Fähigkeit ihre normale Körpertemperatur wieder zu erlangen und können nur durch Einleiten künstlicher Respiration noch zuweilen vom Tode gerettet werden (Bernard, Walther). Jede erhebliche Schwankung der Eigenwärme durch Entziehung oder Zufuhr äusserer Wärme wirkt zurück auf die Wärmeproduction: letztere wird durch Wärmeentziehung gesteigert, durch Wärmezufuhr vermindert. In der Kälte erhöht sich daher die Wärmebildung, indem gleichzeitig der Θ-Verbrauch und die $C\Theta_2$-Ausscheidung zunehmen. Erst wenn die Wärmeentziehung sehr bedeutend ist, hemmt sie die Quellen der Wärmebildung.

Bezeichnet man diejenige Wärmemenge, welche erforderlich ist, um 1 Grm. Wasser um 1° C. zu erwärmen, als eine Wärmeeinheit, so ist die Verbrennungswärme, welche 1 Grm. reine Holzkohle entwickelt, = 8080, und die Verbrennungswärme von 1 Grm. Wasserstoff = 34462 solcher Einheiten (S. 118). Die bei der Verbrennung der wichtigeren Nahrungsmittel und Gewebsstoffe sich entwickelnden Wärmemengen sind durchschnittlich geringer, wie die folgende den Messungen Frankland's entnommene Tabelle ersehen lässt; wir fügen derselben die den entwickelten Wärmeeinheiten entsprechenden Arbeitsgrössen bei, indem wir bemerken, dass man unter Arbeitseinheit diejenige Arbeit versteht, welche ein Gewicht von 1 Kilogr. 1 Meter weit fördert, und dass eine Wärmeeinheit 0,423 Arbeitseinheiten entspricht. Für die Wärmeproduction des Thierkörpers kommt aber ferner in Betracht, dass in demselben die verbrennlichen Substanzen nicht wie im Verbrennungsapparat zu $C\Theta_2$, $H_2\Theta$ und freiem N, sondern, wie man annähernd voraussetzen kann, wenn man den N-haltigen Zersetzungsproducten das wichtigste derselben substituirt, zu $C\Theta_2$, $H_2\Theta$ und Harnstoff verbrennen. Die unter dieser Voraussetzung mit Zuhülfenahme der Verbrennungswärme des Harnstoffs berechnete Wärmemenge haben wir ebenfalls verzeichnet.

1 Grm.	Vollständige Verbrennung.				Oxydation im Organismus.			
	Wärmeeinheiten.		Arbeitseinheiten.		Wärmeeinheiten.		Arbeitseinheiten.	
	Trocken.	Im natürl. Zustand.	Trocken.	Im natürl. Zustand.	Trocken.	Im natürl. Zustand.	Trocken.	Im natürl. Zustand.
A. Nahrungsmittel.								
Kartoffeln (73 Proc. $H_2\Theta$) . .	3752	1013	1589	429	3695	997	1563	422
Weizenmehl	—	3941	—	1669	—	3846	—	1627
Erbsenmehl	—	3936	—	1667	—	3541	—	1598
Reis	—	3813	—	1615	—	3761	—	1591
Rindfleisch (70,5 Proc. $H_2\Theta$) .	5313	1567	2250	664	4839	1427	2047	604
Kalbfleisch (70,9 Proc. $H_2\Theta$) .	4514	1314	1912	556	4023	1172	1704	496
Schinken (54,4 Proc. $H_2\Theta$) .	4343	1980	1839	839	3685	1680	1559	711
Ei (62,3 Proc. $H_2\Theta$)	6321	2383	2677	1009	6056	2283	2562	966
Milch (87 Proc. $H_2\Theta$) . . .	5093	662	2157	280	4836	628	2046	266
Butter	—	7264	—	3077	—	7264	—	3077
Traubenzucker	—	3277	—	1388	—	3277	—	1388

1 Grm.	Vollständige Verbrennung. Wärmeeinheiten. Trocken.	Im natürl. Zustand.	Arbeitseinheiten. Trocken.	Im natürl. Zustand.	Oxydation im Organismus. Wärmeeinheiten. Trocken.	Im natürl. Zustand.	Arbeitseinheiten. Trocken.	Im natürl. Zustand.
B. Gewebe u. deren Zersetzungsproducte (bei 100° getrocknet).								
Rindsmuskel	5103	—	2161	—	4368	—	1848	—
Albumin	4998	—	2117	—	4263	—	1803	—
Rindsfett	9069	—	3841					
Hippursäure	5383	—	2280					
Harnsäure	2615	—	1108					
Harnstoff	2206	—	934					

Die Beurtheilung der Wärmeproduction im Thierkörper wird nun durch das Ineinandergreifen der in §. 26 im Allgemeinen besprochenen Verhältnisse zu einer äusserst verwickelten Aufgabe, da nach dem dort Erörterten nicht einmal der Gaswechsel ein genaues Maass für die stattfindenden Oxydationsvorgänge liefert. Denn ebenso wie Sauerstoff gebunden werden kann, ohne dass CO_2 entsteht (z. B. bei der Bildung von Aldehyd aus Alkohol), so kann umgekehrt CO_2 entbunden werden, ohne dass O fixirt wurde (z. B. bei der Zerlegung der Essigsäure und Ameisensäure bei der Gährung). Es können also auch die O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung unter Umständen Theilerscheinungen ganz verschiedener chemischer Processe sein, die gar nicht mit einander zusammenhängen. Hieraus erhellt klar, dass, wenn wir, wie es oben geschehen ist, die Verbrennungswärme der Nahrungs- und Gewebsstoffe selber bestimmen und davon noch die Verbrennungswärme der stickstoffhaltigen Excrete in Abrechnung bringen, damit keineswegs ein Einblick in den wirklichen Verlauf der Wärmeerscheinungen geboten ist. Da aber nach der mechanischen Wärmetheorie ein gegebener Körper bis zu einer bestimmten Stufe der Verbrennung im Ganzen immer gleich viel Wärme entwickeln muss, auf welchem Wege und durch welche Zwischenstufen er auch jene Verbrennung erfahre, so erhellt ferner, wie trotzdem die Ermittelung der Verbrennungswärme der Nahrungs- und Gewebsstoffe für die Beurtheilung der Wärmeökonomie im Ganzen völlig zureichend ist. Wir vermögen, bloss auf die Kenntniss der Verbrennungswärme der Nahrungsstoffe und der Excrete gestützt und ohne von den chemischen Processen im Thierkörper Notiz zu nehmen, anzugeben, wie viel lebendige Kraft der Körper in Gestalt von Wärme und Muskelarbeit verausgaben kann; die Zwischenstufen des hierbei stattfindenden Kräftewechsels würden wir aber nur übersehen können, wenn uns nicht nur der Chemismus des Stoffwechsels weit zugänglicher wäre, als er es heute schon ist, sondern wenn wir auch ausserdem jeden einzelnen chemischen Vorgang innerhalb desselben nach seinen physikalischen Wirkungen verfolgen könnten*).

*) Berthelot, journ. anat. et physiol. 1865. Frankland, proceedings of the royal institution, 1866.

Schon Lavoisier vermuthete, gestützt auf die von ihm begründete Auffassung der Respiration als eines Verbrennungsprocesses, dass der thierische Körper die Fähigkeit besitze, Schwankungen des Wärmeverlustes durch Veränderungen in der Grösse der Wärmeproduction zu compensiren. Die gesteigerte Wärmebildung bei gesteigerter Wärmeentziehung hat man nun in neuerer Zeit theils direct, durch die Messung der in einer längeren Zeit nach aussen abgegebenen Wärmemengen, theils indirect, durch die Messung des respiratorischen Gaswechsels, nachzuweisen gesucht. So fand Liebermeister im kalten Bade die CO_2-Ausscheidung bedeutend gesteigert, während gleichzeitig an das Badewasser eine Wärmemenge abgegeben wurde, die auf gesteigerte Wärmeproduction hinwies. Auch bleibt im kalten Bade die Wärme in der Achselhöhle in der Regel längere Zeit constant, was, bei dem gesteigerten Wärmeverluste, eine Zunahme der Wärmeproduction wenigstens wahrscheinlich macht. Je länger das kalte Bad einwirkt, um so mehr pflegt dann aber allerdings die Wärmeentziehung über die Wärmebildung zu überwiegen. Doch ist die letztere, wie die Temperaturmessungen von Jürgensen wahrscheinlich machen, wohl noch eine längere Zeit nach der Einwirkung der Kälte compensatorisch gesteigert. Damit übereinstimmend beobachteten Pflüger und Colasanti bei Meerschweinchen, die längere Zeit in abgekühlten Räumen gehalten wurden, eine gleichmässige Steigerung des O-Verbrauchs und der CO_2-Bildung. Eine ähnliche Wirkung wie die Kälte können nach Röhrig und Zuntz andere Hautreize, z. B. Soolbäder, hervorbringen. Anderseits fand aber Senator in calorimetrischen Versuchen an Hunden, dass die Wärme- und CO_2-Ausgabe in der kälteren Jahreszeit abnahm, während die Harnstoffproduction, wahrscheinlich aber nur in Folge der vermehrten Wasserausscheidung durch die Nieren, etwas gesteigert war. Er schliesst daher, dass die Kälte an sich, d. h. abgesehen von Nebeneinflüssen, z. B. gesteigerter Muskelaction, den Stoffumsatz und die Wärmeproduction nicht vermehrt, sondern vermindert. Willkürliche Vermehrung der Zahl und Tiefe der Athemzüge und dadurch der CO_2-Ausscheidung auf das 3- bis 4fache ihrer normalen Grösse vermehrt nach Liebermeister die Eigenwärme nicht: zum Theil mag dies von der gleichzeitig vermehrten Wärmeausgabe durch Lungenverdunstung herrühren; da aber der Wärmeverlust auf letzterem Wege nicht im Stande sein würde, die Verbrennung der 3- bis 4fachen Menge C zu decken, so folgt aus dieser Thatsache ausserdem, dass CO_2-Ausscheidung und CO_2-Production nicht unter allen Umständen gleichen Schritt halten, sondern dass die erstere zunehmen kann, ohne dass letztere in gleichem Maasse vermehrt wird. Dagegen muss sehr wahrscheinlich das Sinken der Eigenwärme, welches man nach der doppelten Vagusdurchschneidung beobachtet, auf eine verminderte Wärmebildung bezogen werden. Man findet die ähnliche Erscheinung bei allen dyspnoischen Zuständen, welche gleich der Vagusdurchschneidung nicht nur die Ausscheidung, sondern offenbar auch die Bildung der CO_2 vermindern *).

---

*) Liebermeister, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1860 u. 62, Prager Vierteljahrsschr. Bd. 85 u. 87, deutsches Archiv f. klin. Med. Bd. 1—10. Ackermann, ebend. Bd. 2. Walther, Archiv f. path. Anat. Bd. 25, Archiv f. Anat. u. Phys. 1865. Röhrig u. Zuntz, Pflüger's Archiv Bd. 5. Krieger, Zeitschrift f. Biologie Bd. 5. Senator, Untersuchungen über den fieberhaften

Mehrere Beobachtungen scheinen auf einen Einfluss des Nervensystems auf die Wärmebildung hinzuweisen; mit Sicherheit ist derselbe aber bis jetzt nicht nachgewiesen. Tschetschichin, Naunyn und Quincke sahen nach Trennung des Halsmarks bei Thieren eine Steigerung der Eigenwärme eintreten, welche sie auf den Hinwegfall eines regulatorischen Centrums der Wärmebildung bezogen. Heidenhain, welcher eine geringere Temperatursteigerung beobachtete, war geneigt, dieselbe als eine Reizungserscheinung anzusehen; Riegel leugnete überhaupt jeden directen Einfluss der Marktrennung. Abgesehen von diesen physiologischen Versuchen hat die periodische Regelmässigkeit, welche bei den meisten Fieberformen der Eintritt des Frost- und Hitzestadiums zeigt, den Gedanken an nervöse Einflüsse nahe gelegt, und Liebermeister hat daher vermuthet, dass in dem Fieber die Function regulatorischer Centren der Wärmebildung gestört sei. Der nämliche Effect könnte aber möglicher Weise auch erreicht werden durch den Einfluss auf die Centren der Gefässinnervation, welche als Regulatoren der Wärmeausgaben wirksam sind *).

Eine Reihe von Stoffen hat die Eigenschaft, dem Organismus zugeführt, dessen Eigenwärme herabzusetzen. Zu diesen temperaturvermindernden Stoffen gehören Chinin, Blausäure, Veratrin, Chloral, Alkohol u. a. Unter ihnen sind namentlich das Chinin und der Alkohol in ihrer Wirkung näher untersucht worden. Das erstere vermindert die Herzthätigkeit und die Athmung (Lewizky) sowie die N-Ausscheidung (Kerner). Die Wirkung soll noch nach Durchschneidung des Halsmarks sich geltend machen, daher man geneigt ist, eine directe Beschränkung der Oxydationsprocesse durch das Chinin anzunehmen (Binz). Das Chinin wirkt aber vorzugsweise dann auf die Körperwärme, wenn deren Regulation gestört ist, also im Fieber (Jürgensen). Eine Temperaturverminderung durch Alkohol beobachteten Binz, Bouvier und Zimmerberg; dieselbe Erscheinung wurde von Riegel und von Parkes nicht ganz constant wahrgenommen, von Obernier wurde sie ganz geleugnet. Wie es scheint, ist theils die Gewöhnung an den Alkohol, theils vorangegangene Nahrungsaufnahme von einigem Einfluss. Uebrigens wirken die narkotischen Stoffe (Chloral, Chloroform, Morphium u. s. w.) ganz allgemein vermindernd auf die Eigenwärme, ein Einfluss, der wahrscheinlich mit der Herabsetzung des respiratorischen Gasaustausches durch dieselben zusammenhängt **).

2) Wärmeausgaben. Die Wärmeausgaben des Körpers können wir, wenn wir den sonstigen Verbrauch lebendiger Kräfte in äquivalente Wärmemengen übertragen, auf folgende zurückführen: 1) Wasserverdunstung

---

Process, 1873. Colasanti, Pflüger, Senator in Pflüger's Archiv Bd. 14 u. 15.

*) Tschetschichin, Archiv für Anat. und Physiol. 1866. Naunyn und Quincke, ebend. 1869. Heidenhain, Pflüger's Archiv Bd. 3 u. 5. Riegel, ebend. Bd. 5.

**) Binz, Virchow's Archiv Bd. 46 u. 51. Lewizky, ebend. Bd. 47. Liebermeister, Deutsches Archiv Bd. 3. Riegel, ebend. Bd. 12. Parkes, proceed. of the roy. soc. London. vol. 22. Obernier, Pflüger's Archiv Bd. 2. Bouvier, Diss. Bonn 1869. Zimmerberg, Diss. Dorpat 1869.

durch Haut und Lungen, 2) Erwärmung der Athmungsluft, 3) Erwärmung der festen und flüssigen Excrete, 4) Erwärmung der aufgenommenen Nahrung, 5) Ausstrahlung von der Haut aus, 6) mechanische Arbeit.

Bis jetzt ist erst sehr unvollständig ermittelt, wie die Wärmeverluste sich auf diese einzelnen Posten vertheilen. Jedenfalls beträgt der Wärmeverlust durch Ausstrahlung der Haut bei weitem den grössten Theil der Gesammtwärme. Den Verbrauch durch Erwärmung der Nahrung und der Athmungsluft und durch Lungenverdunstung schätzt man auf 22,5 Proc. der erzeugten Wärme, wonach dem ruhenden Körper noch 77,5 Proc. für die Ausstrahlung und Verdunstung der Haut übrig bleiben. Vermehrte Muskelarbeit bedingt zwar einen Wärmeverlust, der aber durch vergrösserten Verbrauch und erhöhte Verbrennung mehr als compensirt wird, so dass der arbeitende Körper neben der mechanischen Leistung auch noch mehr Wärme erzeugt als der ruhende.

Die Wärmeregulirung zur Erhaltung der constanten Temperatur geschieht vorzugsweise durch Haut und Lungen. Wenn entweder die Wärmezufuhr oder die Wärmeproduction gesteigert wird, erweitern sich die Gefässe der Haut, die Schweissdrüsen beginnen zu secerniren, die Respirationsbewegungen beschleunigen sich, und so nehmen in der Regel durch vermehrte Ausstrahlung und Verdunstung an der Körperoberfläche, durch vermehrte Verdunstung innerhalb der Lunge und durch Vergrösserung der zu erwärmenden Luftvolumina die Wärmeverluste so lange zu, bis der frühere Gleichgewichtszustand sich herstellt.

Eine wesentliche Rolle bei der durch die Haut erfolgenden Regulirung der Wärmeausgaben spielt die Innervation der Blutgefässe. Denn indem durch die Einwirkung der Kälte die Blutgefässe der Haut sich verengern, durch die Einwirkung der Wärme sich erweitern, wird der Wärmeverlust der inneren Theile im ersten Falle vermindert und im zweiten vergrössert.

Betrachtet man Wärmeproduction und Wärmeausgabe in ihrem gegenseitigen Verhältnisse, so ist es augenscheinlich, dass beide im Sinne der Erhaltung der constanten Eigenwärme wirksam sind. So wird denn im allgemeinen, wenn die Wärmeproduction steigt, auch die Wärmeausgabe vergrössert, wie bei Muskelarbeit und nach der Nahrungsaufnahme, und umgekehrt wird, wenn die Wärmeausgabe zunimmt, die Wärmeproduction vergrössert, wie bei mässigen Kälteeinwirkungen. Indem aber die Wärmebildung nicht immer und namentlich nicht schnell genug den Bedürfnissen der Wärmeausgabe zu folgen vermag, bestehen an den Organen, welche die Wärmeausgabe vermitteln, ausserdem besondere Regulationsvorrichtungen, durch welche der Körper vor übermässigen Wärmeausgaben geschützt wird. Eine solche Regulirung erfolgt durch die Athmungsbewegungen, durch die Schweisssecretion und durch die wechselnde Innervation der Hautgefässe. Die Einflüsse der Jahreszeiten werden bei manchen Thieren ausserdem einigermassen compensirt durch einen Wechsel der Behaarung oder der Befiederung; der Mensch bedient sich zum gleichen Zweck des Wechsels

der Kleidung. Von grossem Einflusse auf diese Verhältnisse der Wärmeregulation ist die Körpergrösse der Thiere. Je kleiner dieselbe ist, auf einen um so tieferen Stand sinkt die Temperatur der Körperoberfläche bei einer gegebenen Abnahme der Aussentemperatur. Kleinere Thiere bedürfen daher wirksamerer Vorrichtungen der Wärmeregulirung; auch ist die Temperatur der Aussenschichten ihres Körpers eine labilere (Adamkiewicz). Wird das normale Verhältniss zwischen Wärmeproduction und Wärmeausgabe gestört, so ist der Zustand des Organismus ein krankhafter. Dies ist im Fieber der Fall, dessen hauptsächlichstes Symptom in einer abnormen Steigerung der Eigenwärme besteht. Da nun eine solche Steigerung ebensowohl durch eine vermehrte Wärmeproduction wie durch eine verminderte Wärmeausgabe entstehen kann, so kann entweder jene oder diese die unmittelbare Ursache der febrilen Temperatursteigerung sein, oder es können beide zusammenwirken. In der That scheint im allgemeinen das letztere der Fall zu sein, wobei aber bald die erhöhte Wärmeproduction, bald die gehemmte Wärmeausgabe überwiegt, so dass als der eigentliche Grund des Fiebers das gestörte Verhältniss dieser beiden Factoren des Wärmegleichgewichts anzusehen ist.

Nach der von Helmholtz ausgeführten Schätzung vertheilen sich die Wärmeverluste in Procenten der erzeugten Wärme folgendermassen:

Strahlung und Verdunstung durch die Haut	Erwärmung der Ingesta	Erwärmung der Athmungsluft	Lungenverdunstung
77,5	2,6	5,2	14,7

Den auf die mechanische Arbeit allein kommenden Antheil des Verbrauchs schätzt Ludwig auf 7 Proc. der aus der ganzen Nahrung erzeugbaren Wärmemenge.

Der Einfluss der Gefässerweiterung auf die Wärmeregulirung lässt sich am augenfälligsten nach der Sympathicusdurchschneidung nachweisen: während nämlich nach dieser Operation namentlich den Ohrgefässen mehr Blut zuströmt und daher eine beträchtliche Erwärmung der Haut hier eintritt, sinkt die Temperatur der Körperhöhlen um 1—2° (Jacobson u. Landré). Auf die Wärmeregulation durch das Gefässsystem ist wahrscheinlich auch die Temperaturabnahme zurückzuführen, welche Heidenhain bei Reizung der Empfindungsnerven oder bei directer Reizung des verlängerten Marks (durch Athmungssuspension oder durch elektrische Schläge) beobachtete. Hierbei ist die Temperaturabnahme nach H. gleichzeitig von einer Steigerung des Blutdrucks und von einer Beschleunigung (nicht Verlangsamung) des Blutstroms begleitet. Auf die letztere, welche er daraus ableitet, dass die Triebkräfte des Herzens schneller zunehmen als die Widerstände, welche durch die Gefässverengerung gesetzt werden, führt H. den Temperaturabfall zurück, indem er annimmt, durch die Strombeschleunigung werde eine grössere Blutmenge als vorher den kälteren peripherischen Theilen des Körpers zugeführt. Riegel konnte die Strombeschleunigung nicht bestätigen, was jedoch von Heidenhain auf Versuchsfehler zurückgeführt wird. In comprimirter Luft tritt nach Vivenot eine Erhöhung, in verdünnter Luft nach Bert ein Sinken der Eigenwärme

ein; ebenso sinkt die letztere nach Vivenot, wenn der zuvor erhöhte Luftdruck wieder auf die normale Grösse zurückgeführt wird. Vielleicht sind diese Erscheinungen ebenfalls aus der Blutvertheilung in den peripherischen Gefässen abzuleiten: in der verdichteten Luft verengern sich die Gefässlumina, und nach dem Aufhören der Verdichtung erweitern sie sich, so dass dort verminderte, hier vermehrte Wärmeausstrahlung eintreten muss. Die Temperatursteigerung, die kurz nach dem Tode eintritt (postmortale Temperaturzunahme), ist ohne Zweifel auf ähnliche Ursachen zurückzuführen. Im Momente des Todes verengern sich die Hautgefässe, die Respiration steht still, die wirksamsten Vorrichtungen der Wärmeregulirung hören demnach zu functioniren auf, während wahrscheinlich die Wärmeproduction noch kurze Zeit fortdauert *).

Unter den Einflüssen, welche unter normalen Bedingungen das Verhältniss zwischen Wärmeproduction und Wärmeausgabe vorübergehend, aber nur in geringem Grade, stören können, ist hier, neben der schon oben besprochenen Wärmeentziehung durch kalte Bäder u. dgl., die Muskelarbeit hervorzuheben. Ihren Einfluss auf die Körperwärme hat Forel bei anstrengenden Bergbesteigungen geprüft. Er beobachtete die Temperatur an der Hand des Vorderarmes, wo das Thermometer sorgfältig festgebunden und umwickelt wurde. Die Temperatursteigerung betrug hier im Maximum 1,84° C. Die grösste Temperatursteigerung stellte sehr rasch nach beginnender Arbeit sich ein, um dann wieder einer Verminderung Platz zu machen, indem offenbar die compensatorischen Abkühlungsprocesse langsamer eintreten als die durch die Muskelarbeit bewirkte Zunahme der Wärmebildung. Im Gegensatze zu dieser Wärmesteigerung während der Arbeit sinkt, wie Adamkiewicz fand, die Temperatur solcher Thiere, die man durch Abschliessen der Sinnesorgane in einen schlafähnlichen Zustand versetzt, in welchem sie in absoluter Ruhe verharren, zuerst schnell und dann langsamer. Vielleicht ist aber hierbei zugleich eine Verengerung der peripherischen Blutgefässe wirksam. Darauf deutet wenigstens die Beobachtung hin, dass die Fesselung der Thiere, wohl durch die dabei stattfindende Hautreizung, den Temperaturabfall vergrössert.

Ueber den Einfluss der Muskelarbeit auf die Gesammtmenge der erzeugten Wärme liegen Untersuchungen von Hirn vor. Dieser liess verschiedene Menschen in einem Calorimeter bald ruhig verweilen, bald verschieden grosse Arbeit verrichten und bestimmte neben der erzeugten Wärmemenge zugleich die Menge des verbrauchten Sauerstoffs. Dabei stieg mit der geleisteten Arbeit die durch Ausstrahlung gelieferte und mittelst des Calorimeters bestimmte absolute Wärmemenge; es wuchs aber zugleich in viel höherem Grade die Menge des absorbirten Sauerstoffgases, so dass die relative, d. h. im Vergleich zur Intensität des Verbrennungsprocesses gelieferte Wärmemenge abnahm. Wird die Grösse dieser Abnahme in die ihr äquivalente mechanische Arbeit übersetzt, so muss sich hierbei die nämliche Zahl ergeben, die als geleistete Arbeit direct beobachtet wurde. Diese Uebereinstimmung ist jedoch in Hirn's Versuchen eine sehr unvollkommene, die beobachteten Wärmeverluste sind nämlich

*) Jacobson u. Landré, Nederl. Arch. II. Heidenhain, Riegel, Pflüger's Arch. Bd. 3, 5 u. 6. Vivenot, Wiener med. Jahrb. Bd. 11. Ueber postmortale Wärmesteigerung s. Erb, deutsches Archiv Bd. 1. A. Valentin, ebend. Bd. 6.

noch grösser als die aus dem thermischen Aequivalent der Arbeit berechneten, was vielleicht von der während der Arbeit gesteigerten Verdunstung herrührt. Ausserdem gewährt theils die Methode nicht die erforderliche Sicherheit, theils ist die Voraussetzung, auf welcher die Versuche beruhen, dass nämlich der Sauerstoff immer während der Arbeit wie während der Ruhe zur Verbrennung relativ gleicher Körperbestandtheile verwendet werde, offenbar unrichtig. Immerhin lassen die Resultate keinen Zweifel daran, dass die im Verhältniss zum Stoffverbrauch erzeugte Wärmemenge während der Arbeit abnimmt *).

Ueber die Ursachen jener abnormen Störung der Wärmeregulation, welche im Fieber stattfindet, stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach der einen, welche zuerst von Traube aufgestellt worden ist, beruht die Temperatursteigerung auf einer verminderten Wärmeausstrahlung, bei welcher die im Froststadium des Fiebers stattfindende Verengerung der Hautgefässe wesentlich betheiligt ist. Nach der zweiten, welche von Liebermeister vertreten wird, ist die Wärmeproduction im Fieber gesteigert. Das Richtige liegt wahrscheinlich auch hier in einer vermittelnden Ansicht. Das normale Gleichgewicht zwischen Wärmeproduction und Wärmeausgabe ist jedenfalls im Fieber gestört. Diese Störung scheint ihren nächsten Grund zu haben in der vorhandenen Stoffwechselstörung, welche in der vermehrten Ausscheidung N-haltiger Zersetzungsproducte sich äussert und also wahrscheinlich in einer gesteigerten Spaltung der N-haltigen Körperbestandtheile, namentlich des Eiweisses besteht. Da hierbei zum Theil Ausscheidungsproducte geliefert werden, welche nicht vollständig die Endstufen der Oxydation erreicht haben, wie z. B. Harnsäure, vielleicht aber zum Theil auch Fett an der Stelle der zersetzten N-haltigen Gewebe sich ablagert, so braucht nicht nothwendig die CO_2-Production im Fieber gesteigert zu sein, ja sie kann vielleicht vorübergehend vermindert sein, und es kann trotzdem wegen der gesteigerten Zersetzungsprocesse eine Temperaturerhöhung existiren. Immerhin ist, wie aus den Beobachtungen Liebermeister's und zum Theil auch aus denen Senator's hervorgeht, in der Regel im Fieber die CO_2-Ausscheidung vermehrt, und besonders nimmt sie im späteren Verlauf desselben regelmässig zu. Die gesteigerten Zersetzungsvorgänge bedingen nun aber weiterhin, wie es scheint, eine Reizung der Centren der Gefässinnervation, durch welche namentlich im Anfang die Wärmeausstrahlung von der Haut aus vermindert und so die Temperatursteigerung begünstigt wird **).

*) Helmholtz, Art. thierische Wärme in Berliner med. Encyklopädie. Forel, physiol. Jahresber. von Hofmann und Schwalbe 1874. Hirn, recherches sur l'équivalent mécanique de la chaleur, Paris 1858. Adamkiewicz, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1875.

**) Bernard, Senator a. a. O. Liebermeister, Handbuch der Pathologie und Therapie des Fiebers, 1875.

Zweiter Abschnitt.

Physiologie der animalen Functionen.

Durch die animalen Functionen werden alle jene Wechselwirkungen des thierischen Organismus mit der Aussenwelt vermittelt, welche auf einer unmittelbaren Einwirkung äusserer lebendiger Kräfte auf ihn oder auf einer unmittelbaren Uebertragung in ihm erzeugter lebendiger Kräfte an die Aussenwelt in der Form mechanischer Arbeit beruhen. Das Substrat der animalen Functionen wird durch das Nervensystem und seine Anhangsapparate, die Sinnesorgane und Muskeln, gebildet. Durch die Sinnesorgane übertragen sich Kräfte der Aussenwelt auf die Nervencentren, sie erzeugen in diesen den Vorgang der Empfindung. Indem die in den Nervencentren ausgelösten Kräfte auf motorische Apparate sich fortpflanzen, entsteht die Muskelbewegung. Auf diese Weise bilden die animalen Verrichtungen eine in sich zusammenhängende Kette von Vorgängen. Wir untersuchen in diesem Abschnitte zunächst die Functionen der Gewebselemente, welche als die wesentlichen Träger aller animalen Verrichtungen anzusehen sind, der Nervenelemente und der Muskelfasern; hieran reihen wir dann die Betrachtung jener Leistungen, welche aus dem Zusammenwirken der elementaren Functionen unter einander und aus ihrem Zusammentreffen mit äusseren Bedingungen hervorgehen. Wir handeln daher:

1) von den Functionen der Nervenelemente und Muskelfasern,
2) von den Sinnesempfindungen,
3) von den Muskelbewegungen,
4) von den Functionen der Nerven und Nervencentren.

I. Die Functionen der Nervenelemente und Muskelfasern.

Die Ausübung und die Unterbrechung der Function sind im Bereich der animalen Verrichtungen von einander weit deutlicher für unsere Beobachtung geschieden als in irgend einem andern Gebiete. Wir unterscheiden daher Thätigkeit und Ruhe als die zwei entgegengesetzten Zustände, auf deren mehr oder minder regelmässigem Wechsel die Leistungen der Nerven und Muskeln sowie der mit ihnen verbundenen centralen und peripherischen Organe beruhen. Im Folgenden erörtern wir zuerst die Eigenschaften der Nervenelemente und Muskelfasern während ihres Ruhezustandes; hier untersuchen wir 1) die Form- und Mischungsbestandtheile und 2) die physikalischen Eigenschaften des Nerven- und Muskelgewebes. Sodann betrachten wir die Vorgänge an den Nerven und Muskeln bei ihrer Function, nämlich 1) die äusseren Erscheinungen der Nerven und Muskelthätigkeit, 2) die inneren Vorgänge, welche mit jenen Erscheinungen im Zusammenhang stehen.

1. Eigenschaften der Nervenelemente und Muskelfasern im Ruhezustande.

A. Form- und Mischungsbestandtheile der Nerven und Muskeln.

§. 92. Formelemente des Nerven- und Muskelgewebes.

1) Die Nervenelemente. Die Nervenzellen oder Ganglienzellen, die wesentlichsten Bestandtheile der Centralorgane und der Ganglien, sind kernhaltige Zellen von sehr verschiedener Grösse (Fig. 79), die ein zähes Protoplasma mit zahlreichen Körnchen führen und in der Regel der besonderen Membran entbehren. Aus den meisten Nervenzellen sieht man Fortsätze entspringen, welche wahrscheinlich alle in Nervenfasern übergehen. Man unterscheidet daher unipolare, bipolare und multipolare Nervenzellen. Zellen ohne Fortsätze findet man namentlich in den Ganglien des Sympathicus; da man sich von der functionellen Bedeutung solcher apolarer Zellen schwer eine Vorstellung machen kann, so ist man geneigt anzunehmen, dieselben seien Artefacte, durch Abreissen der sehr zarten Fortsätze entstanden. Häufig sind ferner die Ganglienzellen des Sympathicus von einer ziemlich dicken, mit Kernen besetzten Scheide umgeben (a Fig. C), welche sich in die Nervenscheide fortsetzt. An

vielen mehrstrahligen Nervenzellen, namentlich im Rückenmark und am Boden der vierten Hirnkammer unterscheidet man einen alsbald in eine markhaltige Nervenfaser übergehenden Fortsatz, den Axenfaden (a, A und B), und eine grössere Zahl zarterer Fortsätze, Protoplasmafortsätze (b), die sich mehrfach theilen, und von denen einzelne gleichfalls in Axenfäden (a') übergehen, welche jedoch einen geringeren Durchmesser besitzen (Deiters). In der Rinde des Gross- und Kleinhirns sind die Zellen kegelförmig gestaltet, wobei die Basis des Kegels nach innen, die Spitze gegen die Oberfläche gekehrt ist; von der Basis geht ein stärkerer, von der Spitze eine Anzahl schwächerer sich verzweigender Fortsätze ab (Meynert, Arndt).

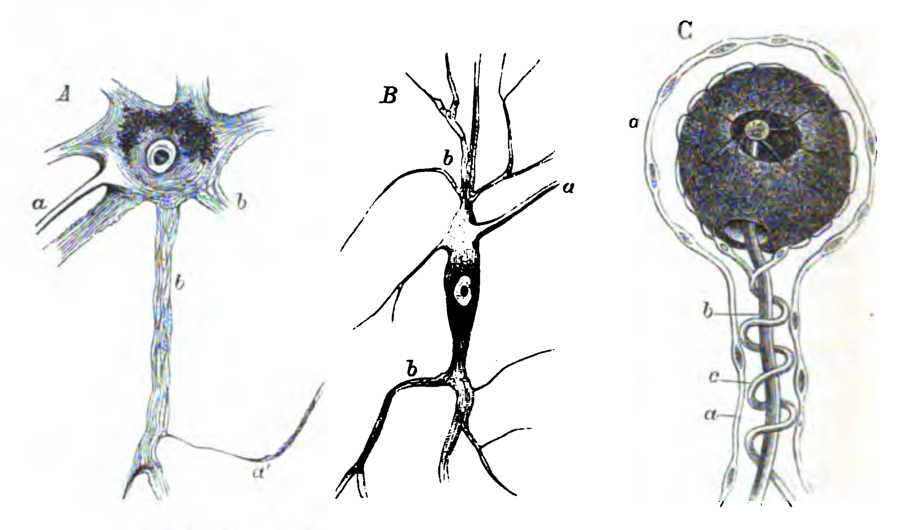


Fig. 79. Nervenzellen, cerebrospinale (A, B) und sympathische (C).

Dem hiernach in den höheren Nervencentren festgehaltenen Princip des zwiefältigen Ursprungs der Nervenfasern aus der Nervenzelle scheint auch die von Beale und J. Arnold beschriebene Structur der Ganglienzellen des Sympathicus zu entsprechen (C). Letztere entsenden nämlich einen breiteren Fortsatz b, der nach Arnold aus dem Kernkörperchen, nach Courvoisier aus dem Kern seinen Ursprung nimmt, und ausserdem einen schmalen c, welcher um den ersteren spiralig gewunden ist. Nach Arnold entspringt diese Spiralfaser aus einem feinen Fasernetz, welches die Zelle umspinnt und mit dem Nucleolus zusammenhängt. Aus demselben Fasernetz sollen nach Courvoisier Commissurenfäden hervorgehen, welche verschiedene Zellen mit einander in Verbindung setzen. Von andern Beobachtern, wie Kölliker, W. Krause, werden diese Befunde noch theilweise, namentlich soweit sie die Spiralfaser und ihren Ursprung betreffen, angezweifelt. Von Max Schultze wurde auf eine feingestreifte Beschaffenheit, welche die Grundsubstanz der Ganglienzellen häufig zeigt, und auf den Zusammenhang der Streifen mit den Fibrillen des Axen-

cylinders hingewiesen. Frommann und Schwalbe erkannten eine netzartige Anordnung der Fibrillen innerhalb der Ganglienzelle, und nach dem ersteren sieht man oft eine Verbindung dieser Fibrillen mit dem Kern und den Kernkörperchen. Eine noch complicirtere Structur schreiben Stilling und Arndt den Ganglienzellen zu. Die feinkörnige Grundsubstanz, in welcher die Zellen eingebettet liegen (Neuroglia), wird von den meisten Histologen mit Bidder und und Kupffer für ein weiches Bindegewebe gehalten. Auf der andern Seite hat R. Wagner dieselbe für wesentlich nervöser Natur erklärt, eine Ansicht, der sich auch Henle zuneigt. In neuester Zeit endlich hat Kühne auf die Resistenz der Neuroglia gegen alle Stoffe, welche Eiweiss und Bindegewebe lösen, aufmerksam gemacht, eine Resistenz, wodurch dieselbe den epithelialen Geweben verwandt zu sein scheint. Hiernach scheint es wahrscheinlich, dass auch sie zum Theil aus dem das schützende Gerüst der Nervenfasern bildenden Neurokeratin besteht (vgl. §. 93).

Die Nervenfasern, welche theils den Hauptbestandtheil der Nervenstämme und ihrer Verzweigungen bilden, theils mit den Nervenzellen in die Zusammensetzung der Centralorgane und Ganglien eingehen, zeigen in den peripherischen Nerven eine sehr übereinstimmende Beschaffenheit (Fig. 80 a): im frischen, unveränderten Zustand erscheint der Inhalt derselben zuweilen als eine fast homogene, das Licht stark brechende Masse, die in einer glashellen Haut, der Primitivscheide, eingeschlossen liegt. Sehr bald aber trennt sich der Inhalt deutlich, indem die sogenannte Gerinnung des Markes eintritt, in die dunklere unmittelbar unter der Primitivscheide liegende Markscheide und in den helleren im Centrum der Faser verlaufenden Axencylinder. Wahrscheinlich beruht diese Erscheinung darauf, dass sowohl die das Mark zusammensetzenden Fette und fettähnlichen Substanzen wie der Axencylinder einen festeren Aggregatzustand annehmen. Die Markscheide zerfällt schon im frischen Zustande durch Querringe in cylindrische Stücke von annähernd gleicher Grösse; an den Stellen, wo die einzelnen Markcylinder zusammenstossen, pflegt die Primitivscheide mit Kernen besetzt zu sein (Ranvier). Durch Maceration lässt sich endlich nachweisen, dass die Markscheide nach aussen und innen durch dem Epithelialgewebe verwandte Hornscheiden begrenzt ist, von denen sich die äussere demnach zwischen der Primitivscheide und dem Mark, die innere zwischen diesem und dem Axencylinder befindet (Kühne). In den Centralorganen verändern die Nervenfasern allmälig ihre Beschaffenheit: sie sind hier äusserst zart, und werden wegen dieser Zartheit und der Weichheit des umgebenden Parenchyms in Präparaten leicht varicös (b). Vielen Centralfasern fehlt das Mark und die Primitivscheide. Solche marklose Fasern scheinen auch der Hornscheide zu entbehren. Der Axen-

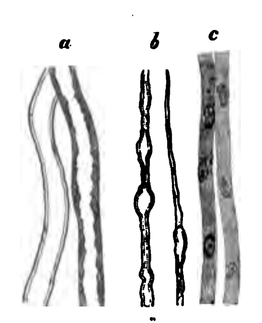


Fig 80. Nervenfasern, a peripherische, b centrale, c Remak'sche Fasern.

cylinder zerfällt häufig unmittelbar vor der centralen oder peripherischen Endigung in eine Menge feinster Primitivfibrillen.

Auf ihrem Verlauf in den Stämmen und grösseren Zweigen sind die Nervenfasern von dem Neurilemma, einer festen bindegewebigen Hülle, welche den ganzen Nerven einhüllt und zwischen die einzelnen Faserbündel desselben sich fortsetzt, umgeben. In diesen durch das Neurilemma zusammengehaltenen Bündeln verlaufen die einzelnen Nervenfasern ungetheilt. Nahe dem peripherischen Ende des Nerven dagegen, wo die Fasern der Bündel sich aufgelöst haben, meistens aber einzeln noch vom Neurilemma überkleidet sind, finden sich zahlreiche Verzweigungen. Dabei sind die einzelnen Zweige meist ebenso dick wie das Stämmchen, aus welchem sie hervorgehen, so dass der Gesammtquerschnitt der Nervenmasse hierdurch beträchtlich zunimmt. Die so entstandenen Zweige zerfallen dann aber oft zuletzt unmittelbar beim Uebertritt in das peripherische Organ, dem sie zugehören, noch einmal in eine grosse Zahl äusserst feiner markloser Zweige, an deren Scheiden man nicht selten Kerne wahrnimmt.

Ausser den gewöhnlichen markhaltigen Nervenfasern findet sich im Gebiet des sympathischen Nervensystems noch eine eigenthümliche Gattung sehr dünner Fasern, die einen gleichmässigen, graulich gefärbten Inhalt und eine verhältnissmässig dicke mit Kernen besetzte Scheide besitzen (c), es sind dies die s. g. organischen Nervenfasern, auch Remak'schen Fasern. Der Beweis für ihre nervöse Natur ist noch nicht in allen Fällen erbracht, in vielen aber ist dieselbe unzweifelhaft, da im System des Sympathicus diese Fasern oft fast allein ganze Nerven zusammensetzen.

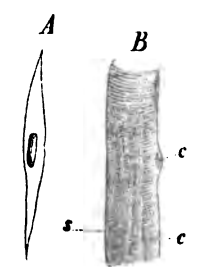
Zuweilen ist die Präexistenz des Axencylinders in der lebenden Nervenfaser bezweifelt worden. Schon das scharfe Bild, welches die Axenfaser immer nach der Einwirkung gewisser Reagentien (z. B. Chloroform, Alkohol) auf den Nerven, zuweilen aber selbst nach der gewöhnlichen Markgerinnung darbietet, spricht zu Gunsten einer Präexistenz dieses Gebildes. Erwägt man aber vollends, dass bereits im frischen Zustand sich der axiale Theil des Nerven durch eine stärkere Doppelbrechung auszeichnet, und dass an den feinsten Nervenfasern häufig Stellen getroffen werden, wo das Mark aufhört und der Axencylinder allein sich fortsetzt, so erscheint die Ansicht, die Axenfaser sei ein postmortales Gerinnungsproduct, nicht mehr haltbar. Zuweilen besitzt der Axencylinder eine fein gestreifte Beschaffenheit. Hieraus sowie aus dem häufigen Zerfall des Axencylinders in feinere Fibrillen schliesst M. Schultze, dass derselbe immer ein Bündel von Primitivfibrillen darstelle, welche letzteren demnach als die letzten Elementarbestandtheile der Nervenfaser anzusehen wären *).

2) Die Muskelelemente. Das Muskelgewebe kommt in zwei verschiedenen Formen vor, als Gewebe der glatten und der quergestreif-

*) Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark, 1865. Beale, philos. transact. 1863. J. Arnold, Virchow's Archiv Bd. 28 u. 32. Schultze, Stricker's Handbuch. Arndt, Archiv f. mikr. Anat. Bd. 9. Frommann, Schwalbe, Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 9. Ranvier, arch. de physiol. t. 4. Kühne, Verhandl. des Heidelberger naturhist.-med. Ver., Bd. 1.

ten Muskeln (§. 7). Beide Gewebe bestehen aus spindelförmigen oder cylindrischen Zellen, die aber im quergestreiften Muskel eine grössere Breite und Länge erreichen, indem hier häufig eine Zelle die Länge eines ganzen Muskels hat; in den längeren Muskeln dagegen hören nicht selten die einzelnen Fasern, ähnlich wie die muskulösen Faserzellen, in der Continuität des Muskels auf, indem die spindelförmigen Enden derselben unmittelbar an einander stossen. Die quergestreiften wie die glatten Fasern besitzen fast niemals Verzweigungen. Nur in einzelnen Organen (im Herzen, in der Lunge) sind verzweigte Muskelfasern anzutreffen.

Die Hauptunterschiede der quergestreiften von der glatten Faser bestehen in der Ausscheidung einer verdickten Membran, in der Vermehrung des Kerns und in der eigenthümlichen Sonderung des Inhalts.



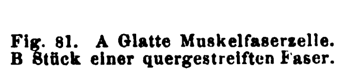


Fig. 81. A Glatte Muskelfaserzelle. B Stück einer quergestreiften Faser.

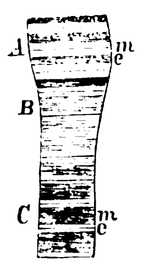


Fig. 82. Structur der quergestreiften Muskelfaser. A Contrahirter, C verlängerter Zustand, B Zwischenzustand. e Querscheibe, m Zwischenscheibe. (Aus einem Arthropodenmuskel.)

Während an den glatten Muskelzellen eine besondere Umhüllung nicht nachweisbar ist, besitzt die quergestreifte Faser eine starke elastische Membran, das Sarkolemma (s); an der Innenfläche derselben befindet sich eine grosse Menge meist wechselständiger Kerne (c). Die Querstreifung der Muskelfaser wird durch den regelmässigen Wechsel stärker und schwächer brechender Theile des Inhalts bewirkt. Dieser letztere ist in allen quergestreiften Muskeln durch Querscheiben (e Fig. 82) in prismatische Elemente gesondert, welche der Länge nach an einander gereiht sind. Jedes von zwei Querscheiben begrenzte Element ist durch eine zartere Zwischenscheibe (m), welche ebenfalls senkrecht zur Längsaxe der Faser gestellt ist, in zwei Abtheilungen gesondert (Hensen, Krause). Der Raum zwischen Quer- und Zwischenscheibe ist von zwei zähflüssigen Substanzen, einer isotropen und einer anisotropen, erfüllt. Die isotrope (einfach brechende) Substanz befindet sich nach Merkel im ruhenden Zustand der Faser zu beiden Seiten der Quer- oder Endscheibe, die doppelbrechende Substanz, welche zugleich das Licht stärker bricht, ist um

die Zwischen- oder Mittelscheibe angehäuft und verdeckt dadurch meistens die letztere (C); bei der Contraction des Muskels kehrt sich die Anordnung um, die anisotrope Substanz häuft sich um die Endscheibe an, und die Mittelscheibe wird dadurch frei (A). Sind, wie es zuweilen vorkommt, beide Substanzen ziemlich gleichförmig in den Elementen vertheilt, so verschwindet die Querstreifung mehr oder weniger (B). Dieser Umstand sowie die überhaupt wechselnde Breite der von einfach brechender Substanz unterbrochenen doppelbrechenden Querbänder macht es wahrscheinlich, dass die letzteren aus einer grossen Zahl anisotroper Molecüle, Disdiaklasten nach Brücke, bestehen, welche in dem einfach brechenden Medium vertheilt, dabei aber in der Regel in dichteren Gruppen entweder um die Mittelscheibe (im Ruhezustand) oder um die Endscheiben (bei der Contraction) angehäuft sind. Diese Disdiaklasten müssen regelmässig orientirt sein, indem ihre optische Axe der Längsaxe der Faser parallel ist. An den Muskelfasern der Wirbelthiere bemerkt man ausser der Querstreifung häufig noch eine Längsstreifung, durch welche jede Muskelfaser anscheinend in Längsfibrillen zerlegt wird. Wahrscheinlich ist jedoch diese Streifung nicht in der Elementarstructur der unversehrten Muskelfaser begründet, sondern immer erst das Product einer künstlichen Zerklüftung.

Als Elementartheile des Muskelfaserinhaltes hat man früher, je nachdem den Längs- oder Querstreifen grösseres Gewicht beigelegt wurde, bald Längsfibrillen, bald Querscheiben angenommen; den ersteren schrieb man eine varicöse Beschaffenheit oder auch spiralige Windungen zu, um das Bild der Querstreifen zu erklären. Bowman unterschied zuerst primitive Fleischtheilchen (sarcous elements), welche zu Scheiben an einander gekittet, und deren Grenzen innerhalb jeder Querscheibe durch die Längsstreifen angedeutet seien. Ein wichtiger Schritt geschah durch Brücke's Entdeckung, dass in jeder Querscheibe doppelt- und einfachbrechende Substanz abwechsle. Weiter vervollständigt wurde dann das oben gezeichnete Bild der Elementarstructur durch den gleichzeitig von Krause und Hensen geführten Nachweis, dass jede Querscheibe durch eine feine Querlinie in zwei Hälften getheilt wird. Nach Hensen liegt diese Querlinie innerhalb der doppelbrechenden, nach Krause innerhalb der einfach brechenden Substanz. In neuester Zeit hat endlich Merkel an den zur Untersuchung dieser Structurverhältnisse vorzugsweise geeigneten Arthropodenmuskeln die oben beschriebenen Veränderungen in der Lage der anisotropen Substanz beschrieben. Als primitives Muskelelement ist nach diesen Arbeiten ohne Zweifel die Querscheibe zu betrachten, da die End- und Mittelplatten ohne Unterbrechung durch Längsscheidewände das Muskelrohr abtheilen.

Da, wie Remak nachgewiesen, die Muskelröhren aus Zellen sich entwickeln, deren Kerne sich hierbei vermehren, so liegt es offenbar am nächsten, die Sarkolemmakerne oder s. g. Muskelkörperchen als wahre Zellenkerne anzusehen. Doch hat M. Schultze darauf aufmerksam gemacht, dass um diese Kerne, in denen man öfter einen oder mehrere Kernkörperchen bemerkt, meist eine Zone verdichteter Grundsubstanz sich ansammelt, so dass das Muskelkörperchen das Ansehen einer Zelle mit Kern und Inhalt bekommt, der aber die Membran fehlt. Man kann diese Erscheinung so deuten, dass man die Muskelkörperchen

wirklich als Zellen auffasst, die sich als Tochterzellen innerhalb der Muskelröhre, welche die Mutterzelle darstellt, gebildet haben. Ausser diesen wesentlichen Bestandtheilen geht noch Bindegewebe in die Zusammensetzung der Muskeln ein. Alle Primitivbündel gehen an ihren Enden continuirlich in Bindegewebsbündel über, die, indem sie sich verjüngen und an einander legen, die Sehnenfasern bilden. Sodann werden die Muskelröhren gruppenweise von einem stützenden Bindegewebe zusammengehalten, das ausserdem noch den ganzen Muskel überzieht. Dieses zusammenhaltende Bindegewebe, das Perimysium, hat für den Muskel die gleiche Bedeutung wie das Neurilemma für den Nerven, es ist nur von weit lockerer und weicherer Beschaffenheit; dem Sarkolemma dagegen correspondirt die Nervenprimitivscheide *).

3) Nervenendigung. Zusammenhang der Muskelelemente mit den Nervenfasern. Die peripherischen Endigungen der Nerven stehen in den meisten Körpertheilen mit besonderen Endorganen in Verbindung. In den Drüsen und auf der Oberfläche der äusseren Haut, der Schleimhäute und serösen Membranen sowie in den Sinnesorganen sind es meistens Epithelzellen oder ihnen verwandte Epithelialgebilde, in welche die letzten Nervenfibrillen verfolgt werden können. In den glatten Muskeln sollen die Nervenfasern sehr feine Endnetze bilden, welche die Kernkörperchen der Muskelfaserzellen verbinden (J. Arnold). Innerhalb der quergestreiften Muskeln spalten sich die Nervenfasern mehrfach und verlieren ihr Mark, indem zugleich Kerne an den Primitivscheiden sichtbar werden. Endlich tritt an je eine Muskelfaser eine feinste Nervenfaser heran, um mit einer der Muskelfaser aufsitzenden eigenthümlichen Erhöhung in Verbindung zu treten (Doyère, Krause, Engelmann). Nach der Annahme der meisten Beobachter bilden diese Endplatten oder Nervenhügel die motorischen Endgebilde der Nerven, nach Andern dagegen sollen weitere Fortsetzungen der Nervenfasern in das Innere des Muskelcylinders eintreten und dort mit der contractilen Substanz in unmittelbare Verbindung treten (Kühne, Gerlach).

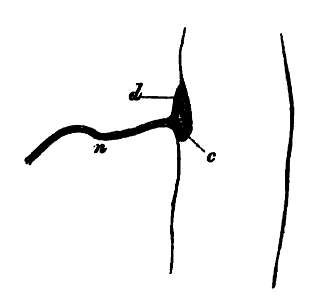


Fig. 83. Nervenendigung im quergestreiften Muskel. n Nervenfaser, d Endplatte, c Kerne in derselben.

Ueber die Endigung der Nerven in den Muskeln ist noch keine genügende Uebereinstimmung der Beobachter erzielt worden. Nach Krause liegen die Endplatten ausserhalb, nach Engelmann, dem die meisten Beobachter beistimmen, innerhalb des Sarkolemmas. Nach Beale und Kölliker bilden die

*) Bowman, philosophic. transactions, 1840 and 41. Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, 1858. Schultze, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1861. Hensen, Arbeiten des Kieler Instit. 1869. Krause, Ztschr. f. rat. Med. Bd. 33 u. 34. Merkel, Archiv f. mikr. Anat. Bd. 8.

Nervenenden auf der Oberfläche des Sarkolemmas ein äusserst feines Netzwerk, in dessen Knotenpunkten sich Bindegewebskörperchen befinden, beide erkennen die Endplatten nicht als eigentliche Endorgane an. Nah Kühne durchbrechen die Nerven das Sarkolemma und stehen im Muskelinnern mit längs verlaufenden Körnerzügen in Verbindung. In anderen Fällen soll der Axencylinder in das Innere des Muskels eindringen, hier auf der Innenseite des Sarkolemmas sich verzweigen und in mehrere Anschwellungen (Endknospen) ausgehen. Margo beschrieb ein Endfasernetz innerhalb des Sarkolemmas, welches demjenigen Beale's ausserhalb desselben sehr ähnlich sieht. Gerlach endlich nimmt gestützt auf Bilder, die er durch Behandlung der Muskeln mit Chlorgold und nachherige Aufhellung mit Cyankalium erhielt, ebenfalls an, dass der Nerv in ein Terminalnetz übergeht, welches die Muskelsubstanz überall umgibt, so dass die letztere als die contractile Endausbreitung der Nerven selbst betrachtet werden kann. Auch dieser Ansicht haben sich aber Boll, Fischer u. A. widersetzt, indem sie die Nervenhügel oder ihnen äquivalente terminale Anschwellungen der Nervenfasern als die letzten Endigungen ansehen. Boll weist darauf hin, dass im elektrischen Organ der Zitterfische eine ähnliche Endigung in einer Nervenendplatte stattfindet. Der physiologisch bedeutsame Unterschied beider Anschauungen liegt offenbar darin, dass nach der einen Ansicht Nerv und Muskel nur an einem Punkt einander berühren, während sie nach der andern in einem vielfachen Contacte stehen oder sogar unmittelbar in einander übergehen *). Ueber Nervenendigung in den Sinnesorganen vgl. die Physiologie der Sinne, in den Drüsen §. 45 und 52.

§. 93. Chemische Zusammensetzung der Nerven- und Muskelsubstanz.

1) Die Nervensubstanz. In die Zusammensetzung der Nervensubstanz gehen ausser Albuminaten und den die Umhüllungs- und Stützgewebe (Neurilemma, Primitivscheide, Hornscheide) bildenden Albuminoidkörpern eine Reihe in ihrer physikalischen Beschaffenheit den Fetten verwandter Körper ein, welche ausserdem noch im Stroma der Blut- und Lymphkörper, im Eidotter, Sperma und in geringer Menge in andern Flüssigkeiten vorkommen, unter den festen Geweben aber vorzugsweise in der Gehirn- und Nervensubstanz sich ablagern. Diese Körper sind: das phosphorhaltige Lecithin und seine Zersetzungsproducte (Neurin, Glycerinphosphorsäure), ein N-haltiges Glycosid, das Cerebrin, und Cholesterin. Das Lecithin und Cerebrin bedingen vorzugsweise das physikalische Verhalten der Nervenmasse; beide quellen in Wasser und bilden dann dem ausgetretenen Nervenmark gleichende Tropfen (Myelinformen). Die noch wenig untersuchten Eiweisskörper der Nervensubstanz gehören

---

*) Krause, Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 18, 20 u. 21. Engelmann, Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Nerv und Muskelfaser, 1863. J. Arnold, in Stricker's Handbuch. Kühne, ebend. Gerlach, das Verhältniss der Nerven zu den willkürl. Muskeln, 1874. Fischer, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 13. Boll, Monatsber. der Berliner Akad., 1875.

zu den festen Albuminkörpern, ein grosser Theil derselben ist durch seine leichte Löslichkeit in verdünnter Säure und Sodalösung dem Caseïn am nächsten verwandt; in den Nervenfasern bilden die Eiweissstoffe vorzugsweise den Axencylinder, während die Markscheide hauptsächlich aus Lecithin und Cerebrin, die Primitivscheide aber und das Neurilemma aus elastischer und Leimsubstanz, die Hornscheiden endlich aus Hornsubstanz (Neurokeratin) bestehen. Im Inhalt der Ganglienzellen und in der formlosen Intercellularsubstanz der Centralorgane scheinen Eiweissstoffe mit jenen charakteristischen Bestandtheilen der Nervenmasse innig gemengt vorzukommen. Fette enthält die Nervensubstanz nur in pathologischen Zuständen; die früher als Gehirnfette beschriebenen Substanzen sind Lecithin und Cerebrin sowie die Zersetzungsproducte des ersteren. Eine Reihe der überall vorkommenden Extractivstoffe, namentlich Leucin, Kreatin und Milchsäure, ist endlich auch im Gehirn nachgewiesen. In der Asche desselben finden sich neben freier Phosphorsäure, die aus dem Lecithin stammt, saure Phosphate und Kalisalze.

Ueber die charakteristischen Bestandtheile der Nervenmasse mögen hier noch einige speciellere Bemerkungen folgen:

1) Lecithin ($C_{44}H_{90}NPO_9$, über seine Constitution vgl. S. 53 und 65), in Aether in Alkohol, nicht in H_2O löslich, wird neben Cholesterin durch Extraction der Nervenmasse mit Aether gewonnen; es krystallisirt in Nadeln, aber meist unvollkommen, und ist leicht schmelzbar und verbrennlich. Durch Kochen mit verdünnten Säuren spaltet es sich in seine Paarlinge, eine Zersetzung, die es wahrscheinlich auch im lebenden Nervengewebe allmälig erleidet. Diese Paarlinge sind: a) Neurin ($(CH_3)_3(C_2H_4)HO.N.HO$), farblose, syrupöse Flüssigkeit von stark alkalischer Reaction, bildet mit Säuren krystallisirbare, leicht zerfliessliche Salze; es ist in absolutem Alkohol und H_2O, nicht in Aether löslich. Beim Erhitzen zersetzt es sich, wobei Trimethylamin ($(CH_3)_3N$) gebildet wird. b) Distearylglycerinphosphorsäure ($(C_{18}H_{35}O)_2 . C_3H_5O_3 . PO . (HO)_2$), eine in Aether lösliche ölige Substanz, welche durch Behandeln mit Alkalien leicht in Stearinsäure und Glycerinphosphorsäure ($C_3H_9PO_6$) zerfällt. Letztere Säure, welche auch direct durch Einwirkung wasserfreier Phosphorsäure auf Glycerin dargestellt werden kann, ist eine syrupöse, in H_2O, nicht in Alkohol und Aether lösliche Flüssigkeit. Beim Erwärmen zerfällt sie allmälig in Glycerin und Phosphorsäure. Wie mit dem Radical der Stearinsäure, so scheint die Glycerinphosphorsäure auch mit andern Fettsäureradicalen (Oelsäure, Palmitinsäure) verbunden vorzukommen; es gibt daher wahrscheinlich mehrere Lecithine, die sich durch das in sie eintretende Fettsäureradical unterscheiden.

2) Cerebrin ($C_{37}H_{33}NO_3$?), unterscheidet sich von dem Lecithin, von dem es schwierig zu trennen ist, dadurch, dass es wenig in Aether und kaltem Alkohol, leicht in heissem Alkohol löslich ist. Es krystallisirt in weissen seideglänzenden Nadeln. Beim Kochen mit Mineralsäuren liefert es eine links drehende, aber nicht gährungsfähige Zuckerart. Bei 80° schmilzt es und verbrennt an der Luft mit stark leuchtender Flamme. Mit concentrirter Schwefelsäure erwärmt

gibt das Cerebrin eine schön purpurfarbige ölige Masse (eine Reaction, welche die meisten Glycoside zeigen). Ueber Cholesterin vgl. S. 285 *).

2) Der Muskel. Den ganzen Inhalt des aus elastischer Substanz bestehenden Sarkolemmaschlauchs können wir trennen in die doppelbrechende contractile Substanz und in die einfach brechende Grundsubstanz, in welcher die Disdiaklasten suspendirt sind. Die doppelbrechende Substanz ist bis jetzt nicht für sich untersucht; doch scheint es kaum zweifelhaft, dass dieselbe hauptsächlich aus einem festen Eiweisskörper gebildet ist, denn die meisten Einwirkungen, welche Eiweisskörper verändern (Säuren, Alkalien, Kochhitze) heben die doppelbrechenden Eigenschaften des Muskels auf, nur in Alkohol bleiben dieselben nach Brücke unverändert. Ferner wird beim Ausziehen der möglichst von ihrem Plasma befreiten Muskeln mit Salzsäure Syntonin erhalten. Die einfach brechende Grundsubstanz besitzt wahrscheinlich eine flüssigere Beschaffenheit; man nimmt an, dass sie mit dem durch Auspressen blutleerer Muskeln zu gewinnenden Muskelplasma identisch ist. Letzteres ist, in der Kälte dargestellt, eine alkalisch reagirende, schwach gelblich gefärbte Flüssigkeit, in der mehrere deutlich unterschiedene Eiweisskörper enthalten sind: der eine derselben scheidet schon bei 0° allmälig, bei etwas höherer Temperatur oder bei Vermischung mit kaltem Wasser sehr rasch sich aus und bildet das Myosin. Das geronnene Myosin kann in Kochsalz und in verdünnter Salzsäure gelöst werden: in letzterer Lösung verliert es aber seine Löslichkeit in Salzen und geht so in Syntonin über. Die nach Abscheidung des Myosins aus dem Plasma zurückbleibende Flüssigkeit nennt man das Muskelserum. Dasselbe enthält Kalialbuminat (Caseïn), welches beim Neutralisiren der alkalischen Flüssigkeit oder auch beim Erwärmen auf 20—40° C., wobei zugleich das Muskelserum sehr bald sauer wird, sich abscheidet. In der vom Kalialbuminat befreiten Flüssigkeit befindet sich endlich noch Serumeiweiss, welches erst beim Erhitzen der sauren Lösung auf 70—75° niederfällt. Der rothe Farbstoff des Fleisches ist mit dem Hämoglobin identisch; vielleicht stammt derselbe nur von dem im Muskel enthaltenen Blute her. Ferner sind durch Brücke Spuren von Pepton und Pepsin in dem Muskelsaft nachgewiesen. Ausser den genannten Körpern führt der Sarkolemmainhalt endlich noch folgende Verbindungen, die aus dem Extract des Fleisches gewonnen worden sind: Kreatin, Kreatinin, Xanthin, Hypoxanthin, Taurin, Inosinsäure, Inosit (von Scherer zuerst im Herzfleisch gefunden), Glykogen und Traubenzucker; letzterer scheint aber nicht im frischen Muskel vorzukommen, sondern erst beim Absterben

*) W. Müller, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 103, 105. Liebreich, ebend. Bd. 134. Diakonow, med. Centralbl. 1868 und Hoppe's med.-chem. Unters. Strecker, Zeitschr. f. Chem. 1868. Hoppe-Seyler, physiol.-chem. Analyse 3. Aufl.

durch ein Ferment aus dem Glykogen hervorzugehen (Weiss). Neben geringen Mengen flüchtiger Säuren (Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure) führt sodann der Muskel nicht unbeträchtliche Quantitäten von Fleisch- oder Paramilchsäure. Ob der frische ruhende Muskel schon diese Säure enthält, ist zweifelhaft, jedenfalls tritt sie im todten oder angestrengten in grösserer Menge und zum Theil im freien Zustande auf, da der ruhende Muskel während des Lebens neutral oder sogar schwach alkalisch reagirt, aber einige Zeit nach dem Tode oder während des Lebens in Folge von Anstrengungen eine saure Reaction annimmt (du Bois). Man muss wohl annehmen, dass hierbei die Milchsäure aus den im Muskel enthaltenen Kohlehydraten durch eine Fermentwirkung entsteht. In der Muskelasche überwiegen das Chlorkalium und die phosphorsauren Alkalien und Erden, während das Chlornatrium und die schwefelsauren Alkalien an Menge zurücktreten. Der ausgeschnittene, von Blut befreite Muskel enthält schliesslich noch geringe Mengen freier und fest gebundener Kohlensäure (wovon die letztere wahrscheinlich erst durch Zersetzung entsteht), sehr wenig absorbirtes Stickgas und keinen im luftleeren Raum zu erhaltenden Sauerstoff (L. Hermann).

Man hatte früher angenommen, der Muskel bestehe wesentlich aus Fibrin. Liebig zeigte zuerst, dass der grösste Theil seiner Eiweisskörper leicht durch HCl gelöst werden kann, und er nannte die durch dieses Merkmal sich auszeichnende Substanz Syntonin. Die so entstandene Lösung ist aber durchaus identisch mit dem durch HCl aus andern Eiweisskörpern erzeugten Albuminstoff. So ist denn auch das Muskelsyntonin ein Umwandlungsproduct der drei im Muskel enthaltenen Eiweisssubstanzen, von denen sich aber das Myosin vorzugsweise leicht in HCl löst. Letzteren Eiweisskörper hat zuerst Kühne dargestellt, nachdem es ihm gelungen war, Muskelplasma isolirt zu erhalten. Uebrigens ist auch der Eiweisskörper der Disdiaklasten vor andern festen Albuminstoffen durch seine leichte Löslichkeit in verdünntem HCl ausgezeichnet, da der ganze Sarkolemmainhalt diese leichte Löslichkeit besitzt. Die Fleisch- oder Paramilchsäure ist gleichfalls zuerst von Liebig aus den Muskeln dargestellt worden. Sie unterscheidet sich von der gewöhnlichen durch Gährung des Trauben- und Milchzuckers entstehenden Milchsäure durch den Krystallwassergehalt ihres Kalk- und Zinksalzes (die Salze der gewöhnlichen Milchsäure sind $(\mathrm{C_3H_5O_3})_2\,\mathrm{Ca} + 5\mathrm{H_2O}$ und $(\mathrm{C_3H_5O_3})_2\,\mathrm{Zn} + 3\mathrm{H_2O}$, die Salze der Paramilchsäure $(\mathrm{C_3H_5O_3})_2\,\mathrm{Ca} + 4\mathrm{H_2O}$ und $(\mathrm{C_3H_5O_3})_2\,\mathrm{Zn} + 2\mathrm{H_2O}$). Das Calciumsalz der Paramilchsäure ist weniger, das Zinksalz viel leichter löslich als das der Gährungsmilchsäure. Beide Säuren sind künstlich dargestellt, die Paramilchsäure aus Aethylen-, die gewöhnliche Milchsäure aus Aethylidenverbindungen (vgl. S. 66). Dass die Milchsäure erst beim Absterben des Muskels durch ein Ferment entsteht, bestätigt auch die von du Bois gemachte Beobachtung, wonach rasches Erwärmen des frischen Muskels bis zur Kochhitze die nachträgliche Säuerung hindert, wahrscheinlich weil die milchsäurebildenden Fermente zerstört werden. Die Säuerung des Fleisches rührt übrigens theils von freier Milchsäure, theils aber auch von saurem phosphorsaurem Kali ($\mathrm{PO_4H_2K}$) her. Das frische Muskelplasma enthält nämlich $\mathrm{PO_4HK_2}$. Indem nun Milchsäure entsteht, bildet sich zunächst durch Zersetzung

dieses Salzes milchsaures Kali und PO_4H_2K, und erst die weiterhin sich bildende Milchsäure wird dann frei.

Das Vorkommen des Kreatinins im Fleische wird von Nawrocki bestritten, während Sarokin stets Spuren dieses Körpers vorfand. Harnstoff hat man nach der Unterbindung der Ureteren in den Muskeln gefunden (Oppler); nach Moleschott soll derselbe im Fleisch entleberter Frösche vorkommen, dagegen konnte Grohe im gesunden Froschfleisch keinen Harnstoff auffinden. Harnsäure wurde öfter von Liebig gefunden. Sarkosin, ein Zersetzungsproduct des Kreatins, das beim Behandeln desselben mit Barythydrat neben Harnstoff entsteht, wurde bis jetzt vergebens gesucht *).

B. Physikalische Eigenschaften der Nerven und Muskeln.

§. 94. Elasticität und Cohäsion.

Im Allgemeinen stimmen die Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse der Nerven und Muskeln mit denjenigen der übrigen thierischen Gewebe überein. Nur das eine dieser Gewebe, das Muskelgewebe, zeichnet sich dadurch aus, dass es von einer höchst veränderlichen, durch die verschiedensten äusseren Einwirkungen bestimmbaren Elasticität ist.

Die bekannteste der hierher gehörigen Veränderungen ist die Todtenstarre, eine Elasticitätszunahme, welche kürzer oder länger nach dem Tod eintritt, und durch welche die Muskeln steif, hart und unausdehnsam werden. Ursache der Todtenstarre ist hauptsächlich die Gerinnung des Myosins. Auch die Gerinnung der übrigen im Muskelplasma gelösten Eiweisskörper kann aber Starre bewirken oder die vorhandene Myosinstarre verstärken. Das Myosin gerinnt bei der gewöhnlichen Todtenstarre oder bei derjenigen Starre, die man durch Abschneidung der Blutzufuhr zu einem Muskel rein local herstellen kann, augenscheinlich durch denselben chemischen Vorgang, welcher die Fällung dieses Körpers in dem ausgepressten Muskelplasma bewirkt. Wie diese Fällung so wird auch die Todtenstarre durch eine niedrige Temperatur verzögert, durch höhere Temperatur und mechanische Erschütterungen des Muskels (z. B. durch Anhängen bedeutender Gewichte) beschleunigt. Der todtenstarre Muskel reagirt meistens, doch nicht immer sauer. Säurebildung und Myosingerinnung sind also unabhängig von einander. Dagegen verstärkt das Auftreten der freien Säure anfänglich die Starre, indem sie auch das Kalialbuminat des Muskelplasmas zur Gerinnung bringt. Die Trübung, die an todtenstarren

---

*) Liebig, chemische Untersuchung über das Fleisch, 1847. Du Bois-Reymond, Berliner Monatsber. 1859. Kühne, physiol. Chemie, 2, und Archiv f. path. Anat. Bd. 33. Sarokin, ebend. Bd. 28. Nawrocki, med. Centralbl. 1865. Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, 1867. O. Nasse, Pflüger's Archiv Bd. 2. Weiss, Wiener Sitzungsber. Bd. 64.

Muskeln allmälig sich einstellt, scheint durch diese Ausscheidung bedingt zu sein. Erst bei stärker werdender Säuerung vermindert sich wieder die Starre, indem nun ein Theil der geronnenen Eiweisskörper in der Säure sich löst. Unter den chemischen Einwirkungen auf den Muskel bewirken alle diejenigen, welche das Myosin und die andern Eiweisskörper des Muskelplasmas zur Gerinnung bringen, auch das Eintreten der Starre: so destillirtes Wasser, Ammoniak, sehr verdünnte Säuren, Kalisalze, schwere Metallsalze, Alkohol, Chloroform, gleichgültig ob diese Stoffe mit der Oberfläche des Muskels in Berührung gebracht oder in die Gefässe gespritzt werden. Einzelne dieser Stoffe, wie gewisse Metallsalze, Alkohol, Chloroform, bringen offenbar die sämmtlichen Albuminstoffe des Muskelplasmas zur Gerinnung und verdichten wahrscheinlich ausserdem die Eiweisssubstanz der Disdiaklasten. Wie der Eintritt der Starre auf der Gerinnung flüssiger, so beruht die Lösung derselben auf der Lösung fester Eiweisskörper. Diese Lösung braucht aber durchaus nicht bloss dieselben Eiweisskörper zu betreffen, welche durch ihr Festwerden die Starre herbeiführten. Vielmehr werden voraussichtlich alle Eiweisskörper, die sich im starren Muskel im festen Zustand befinden, allmälig von der freien Säure gelöst.

Die Todtenstarre ist zuerst von Brücke als ein Gerinnungsphänomen erklärt worden. Die Entdeckung des Myosins und das Studium der verschiedenen die Starre fördernden oder hemmenden Einwirkungen haben diese Theorie über allen Zweifel gestellt. Zur Vervollständigung derselben wäre es erforderlich die Muttersubstanzen des Myosins zu isoliren, denn wir kennen bis jetzt nur das geronnene Myosin, nicht aber die flüssigen Eiweissstoffe des Muskelplasmas, aus denen Myosin hervorgeht. Es liegt nahe hier an einen analogen Chemismus wie bei der Fibringerinnung (§. 66) zu denken. Da Berührung mit Blut oder Blutserum die Ausscheidung des Myosins beschleunigt, so könnte der eine der Myosingeneratoren möglicher Weise mit der fibrinoplastischen Substanz identisch sein.

Unterbindung der Arterien des Muskels bewirkt, wie ich gefunden habe, in sehr kurzer Zeit eine Abnahme der Dehnbarkeit, die allmälig und continuirlich in die vollständige Erstarrung übergeht. Brown-Séquard fand, dass Einspritzen arteriellen Blutes nicht nur die so erzeugte Starre, sondern auch die gewöhnliche Todtenstarre wieder löst. Preyer konnte dies nicht bestätigen: die einmal eingetretene Starre kann nach ihm nur durch NaCl-Lösung, welche das Myosin löst, wieder gehoben werden; die Zufuhr arteriellen Blutes ist aber erforderlich, um den von der Starre befreiten Muskeln ihre Reizbarkeit wiederzugeben *).

§. 95. Elektrische Eigenschaften.

Die einzelne Nerven- und Muskelfaser entzieht sich der Untersuchung auf ihre elektromotorischen Eigenschaften: wir sind mit der letzteren auf die aus einer grossen Zahl jener Elementartheile gebildeten Organe, auf die

*) Ed. Weber, Art. Muskelbewegung. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung. Brücke, Müller's Archiv 1842. Kühne, a. a. O. Preyer, med. Centralbl. 1864.

Nerven und Muskeln, angewiesen. Die Beobachtung dieser complexen Gebilde gestattet jedoch hinreichend sichere Schlussfolgerungen auf die Nerven- und Muskelfaser selbst, da die Nerven in der Regel und die Muskeln wenigstens häufig als mehr oder weniger cylindrische Formen auftreten, in welchen sämmtliche Elementarfasern einander und der Oberfläche parallel liegen. Durch Querschnitte senkrecht zur Axe und durch Längsschnitte, die parallel der Oberfläche geführt sind, lassen sich Nerv und Muskel dann noch weiterhin in Bruchstücke von senkrecht cylindrischer oder prismatischer Form zerlegen. Indem wir das Verhalten solcher Bruchstücke mit den Erscheinungen vergleichen, welche die in ihren natürlichen Verbindungen gebliebenen Organe darbieten, gelangen wir zur Trennung derjenigen Phänomene, welche den Elementartheilen selbst zukommen, von den Modificationen, welche dieselben durch die Verbindung mit andern Gewebselementen erfahren. Die Beobachtung jener Veränderungen endlich, welche die elektrischen Eigenschaften durch die Ueberführung des regelmässigen Nerven- oder Muskelcylinders in andere Formen zeigen, macht es uns möglich, die Erscheinungen auch jener unregelmässigeren Gebilde zu zergliedern, welche namentlich in dem Muskelsystem zuweilen sich vorfinden.

1) Der senkrechte Nerven- oder Muskelcylinder (Fig. 84). Einen Nervencylinder mit senkrechter Basis gewinnt man leicht durch Ausschneiden eines Stücks aus einem beliebigen Nervenstamm mit senkrecht zur Nervenaxe geführtem Schnitt. Ein ebenso aus einem parallelfaserigen Muskel, z. B. dem Sartorius oder Gracilis (Adductor magnus) des Frosches, ausgeschnittenes Stück liefert den Muskelcylinder. Man unterscheidet an einem solchen Gebilde die der Faserlänge parallele Oberfläche L als den natürlichen Längsschnitt und die senkrecht zur Faserlänge hergestellten beiden Ebenen Q als die künstlichen Querschnitte. Die Linie A, welche durch eine die Entfernung der zwei Querschnitte halbirende senkrechte Ebene auf dem Längsschnitt erhalten wird, nennt man den Aequator.

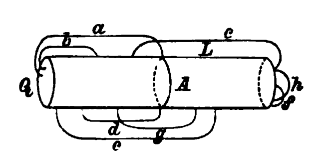


Fig. 84. Schema des senkrechten Nerven- oder Muskelcylinders.

Die elektrischen Erscheinungen, welche der so dargestellte Cylinder zeigt, lassen sich durch das folgende Grundgesetz der Nerven- und Muskelelektricität zusammenfassen:

»In dem Bogen eines Elektricitätsleiters, der einen beliebigen Punkt des natürlichen Längsschnitts und einen beliebigen Punkt eines der beiden künstlichen Querschnitte verbindet (a, b oder c), geht ein Strom, der im Leiter vom Längsschnitt zum Querschnitt, in dem Nerven oder Muskel also vom Querschnitt zum Längsschnitt gerichtet ist. Dieser Strom ist am stärksten, wenn der leitende Bogen den Aequator mit einem Punkt des Querschnitts verbindet (a), und er wird um so schwächer, je mehr sich der den Längsschnitt berührende Punkt des Leiters vom Aequator entfernt

(b und c). In einem Leiter, der zwei symmetrisch zum Aequator gelegene Punkte des Längsschnitts (g) oder zwei symmetrisch zum Mittelpunkte der Querschnittsebene gelegene Punkte des Querschnitts (h) verbindet, bewegt sich kein Strom. Dagegen werden in einem Leiter, der asymmetrisch zum Aequator oder zur Querschnittsmitte auf Längs- oder Querschnitt aufgesetzt ist (d, e, f), schwache Ströme beobachtet.«

Der nächste Schritt der Untersuchung besteht nun darin, dass man den Nerven- oder Muskelcylinder durch Schnitte, die parallel der Faserrichtung geführt sind, zerlegt. Die so durch Entfernung der oberflächlichen Schichten gewonnene Längsschnittfläche nennt man den künstlichen Längsschnitt, und die an dem dergestalt aus einem Nerven oder Muskel herausgeschälten Präparat vorgenommene Untersuchung ergibt, dass sich der künstliche Längsschnitt elektromotorisch vollständig ebenso wie der natürliche Längsschnitt verhält. Hieraus aber fliesst unmittelbar die Folgerung: Die elektrischen Erscheinungen an dem regelmässigen Nerven- und Muskelcylinder sind durch elektromotorische Eigenschaften der elementaren Nerven- und Muskelfasern selbst verursacht, und zwar muss die der Längsaxe parallele Oberfläche der letzteren elektropositiv, der zur Längsaxe senkrechte Querschnitt dagegen elektronegativ sein.

Ausser von dem Lageverhältniss der abgeleiteten Punkte ist die Intensität des Nerven- oder Muskelstroms abhängig von den Dimensionen des untersuchten Nerven- oder Muskelstücks, und zwar wächst die Intensität sowohl mit dem Querschnitt als mit der Länge, so dass bei sonstiger Uebereinstimmung der Gewebsstücke von zwei gleich langen Cylindern der dickere und von zwei gleich dicken Cylindern der längere den stärkeren Strom gibt.

Die Anordnungen a, b und c (Fig. 84), bei denen der leitende Bogen Längs- und Querschnitt berührt, bezeichnet man als starke Anordnungen, d, e und f als schwache, g und h als unwirksame Anordnungen. Die Intensität der Ströme wird durch die Fig. 85 veranschaulicht. Nehmen wir an, die Enden des den Strom ableitenden Bogens behielten eine constante Entfernung von einander, und wir bewegten uns mit denselben von den Stellen a und b symmetrisch zum Aequator allmälig über die ganze Oberfläche des Nerven oder Muskels, so ist der Strom bei der Lage a b der abgeleiteten Punkte = o, in den Lagen c d, c e u. s. w. erhalten wir sodann nach einander die Stromstärken durch die Ordinaten 1, 2 u. s. f. ausgedrückt.

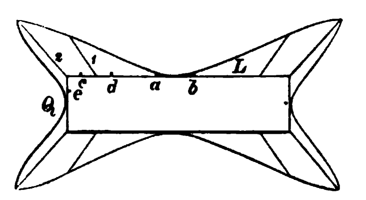


Fig. 85. Darstellung der Stromintensitäten.

2) Das Sehnenende des Muskels. An der Grenze der Sehne endigen die Muskelbündel, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, mit konisch abgestumpften Rändern und geschlossenem Sarkolemma. Betrachtet

man die Sehnensubstanz gleich den übrigen elastischen und Bindesubstanzgebilden als einen elektromotorisch nicht wirksamen Leiter, so liegt es nahe zu vermuthen, dass das Sehnenende des Muskels sich ähnlich einem künstlichen Querschnitt verhalten werde. In dieser Voraussetzung hat man dasselbe als den natürlichen Querschnitt bezeichnet. In der That ist dieser natürliche Querschnitt, sobald einige Zeit zwischen dem Ausschneiden des Muskels und seiner elektrischen Prüfung verfliesst, in der Regel negativ im Verhältniss zu dem Längsschnitt; seine Negativität ist zwar geringer als diejenige des künstlichen Querschnitts, sie erhebt sich aber allmälig von selbst auf die Höhe der letzteren, und sie steigt fast momentan, wenn die Sehne mit Salzlösung in Berührung kommt. Untersucht man dagegen den Muskel im möglichst frischen Zustande, so ist entweder kein Gegensatz zwischen Längs- und natürlichem Querschnitt vorhanden, oder der letztere verhält sich sogar gegen den ersteren positiv. Diese Erscheinung dauert längere Zeit, wenn man den Muskel einer niedrigern Temperatur aussetzt: bei in der Kälte aufbewahrten Thieren ist daher auch die Positivität des Sehnenendes am deutlichsten ausgebildet. Zugleich ist dieselbe hier nicht auf die unmittelbar an die Sehne grenzende Muskelfläche beschränkt, sondern sie zeigt eine gewisse Ausdehnung nach der Längsaxe des Muskels, so dass sie selbst an einem nahe der Sehne angelegten künstlichen Querschnitt noch deutlich ist. Die so in dem lebenden und namentlich in dem erkälteten Muskel auftretende positive Strecke nahe der Sehne bezeichnet man als die parelektronomische Strecke. Ob auch der lebende Nerv am Ende seiner Ausbreitung oder seines Ursprungs eine solche positiv-elektrische Strecke besitzt, kann nicht ermittelt werden, da der natürliche Querschnitt desselben theils in den Centralorganen, theils in den Muskeln und Sinnesorganen verborgen liegt.

Aus den Strömungserscheinungen an Gewebsstücken von regelmässig cylindrischer Form lassen sich, da diese Erscheinungen, wie wir oben ausgeführt haben, direct auf die Vertheilung der elektrischen Gegensätze an den primitiven Nervenfasern und Muskelbündeln selbst hinweisen, die theoretischen Vorstellungen zur Erklärung der elektrischen Eigenschaften dieser Elementartheile entwickeln. Wir wollen diese theoretische Erörterung schon hier anknüpfen, da uns dieselbe einen Anhaltspunkt für das Verständniss der noch weiterhin zu beschreibenden Erscheinungen bieten wird. Gehen wir von der zuletzt erwähnten Erfahrung, von der elektropositiven Beschaffenheit des natürlichen Querschnitts, seiner allmälig erst sich einstellenden Negativität, und dem allmäligen Anwachsen des so entstandenen Gegensatzes zur Längsoberfläche aus, so liegt uns in diesem postmortalen Phänomen offenbar ein Resultat chemischer Zersetzung der Muskelsubstanz vor. In der That werden es uns später auch noch andere Erscheinungen bestätigen, dass Nerv und Muskel während ihres Absterbens einer Gewebszerstörung anheimfallen, die von der Oberfläche nach dem Innern fortschreitet. Das Verschwinden der Positivität des Querschnitts werden wir daher am naheliegendsten auf die Zerstörung einer positiv-elektrischen Strecke an der Sehnengrenze zurückführen, so dass das postmortale Verschwinden der Parelektronomie

im wesentlichen mit der Blosslegung des Muskelinnern durch einen künstlichen Querschnitt übereinstimmt. Es liegt zuerst der Gedanke nahe, den so sich darstellenden Gegensatz zwischen der ganzen Oberfläche der Nerven- und Muskelröhre und dem Röhreninhalt auf einen elektrischen Gegensatz der Gewebe zurückzuführen, anzunehmen, dass das Sarkolemma und die Primitivscheide elektropositiv, die Nerven- und Muskelsubstanz selbst aber elektronegativ seien. Dieser Gedanke ist in der That von Liebig in Bezug auf den Muskel ausgesprochen worden. Da das Blut alkalisch, der Muskel aber, wie man früher glaubte schon im lebenden Zustand, sauer reagirt, so konnte man sich vorstellen, der Muskelstrom sei eine natürliche Säurealkalikette (vgl. §. 14 S. 37). Diese Hypothese ist durch den Nachweis, dass der lebende Muskel keine freie Säure enthält, unhaltbar geworden (vgl. §. 104); zudem hat du Bois gezeigt, dass die elektromotorische Kraft einer Säurealkalikette viel zu unbedeutend ist, um den Muskelstrom zu erklären. Da nun im übrigen die elastische Substanz, aus welcher das Sarkolemma und die Primitivscheide bestehen, überall als ein indifferenter Leiter sich darstellt, so müssen wir den Gegensatz zwischen Längs- und Querschnitt lediglich auf die Nerven- und Muskelsubstanz selbst beziehen. Hier könnten nun die Thatsachen der Parelektronomie und des postmortalen Wachsthums der elektromotorischen Kraft den Verdacht erwecken, dass die elektrischen Eigenschaften der Nerven und Muskeln Leichenphänomene seien, hervorgerufen durch die rasch von der Oberfläche nach der Tiefe fortschreitende chemische Zersetzung der Muskelsubstanz. Eine solche Annahme ist von L. Hermann entwickelt worden. Zur Widerlegung der Präexistenz des Muskelstroms hat derselbe folgenden Versuch ausgeführt: er leitete zuerst von der Oberfläche und Sehne des Gastrocnemius einen Strom ab, der in seiner Wirkung auf das Galvanometer durch einen abzustufenden constanten Strom compensirt wurde; dann liess er durch eine Art Fallapparat die Sehne ablösen und so einen künstlichen Querschnitt herstellen und eine sehr kurze Zeit nach der Herstellung des Querschnitts durch denselben Apparat den Galvanometerkreis öffnen. Sobald nun diese Zwischenzeit unter eine gewisse Grenze $\left(\frac{1}{250} - \frac{1}{400}\text{ Sec.}\right)$ sank, blieb die Ablenkung aus, welche sonst der zwischen Oberfläche und künstlichem Querschnitt vorhandene Strom bewirkt, während der schon entwickelte Muskelstrom bei gleicher Schliessungsdauer noch eine deutliche Ablenkung hervorbrachte. Weitere Beobachtungen gegen die Präexistenz des Nerven- und Muskelstroms hat Engelmann zur Geltung gebracht. Derselbe hebt hervor, dass der am Froschherzen von der Oberfläche und einem frisch angelegten Querschnitt abgeleitete Strom sehr rasch an Intensität abnehme, was sich nach der Zersetzungshypothese leicht aus der Kürze der Muskelzellen des Herzens erklären lasse, da die Zersetzung offenbar still stehen werde, wenn sie bei einer Zellengrenze angelangt sei. Aehnlich den Muskelzellen des Herzens verhalten sich nach E. die glatten Muskelfaserzellen. Bei Muskeln endlich, die, wie der Rectus abdominis des Frosches, durch Sehnenstreifen in ihrer Länge mehrfach unterbrochen sind, findet man, dass die zwischen künstlichem Querschnitt und Oberfläche auftretende elektromotorische Kraft um so langsamer sinkt, je weiter der Querschnitt von der nächsten inscriptio tendinea angelegt ist. Aus Versuchen an Nerven schliesst E., dass sich hier die Ranvier'schen Einkerbungen ähnlich natürlichen Querschnitten verhalten, und dass hier ebenfalls der Strom um so länger anhält,

je weiter von einer solchen Einschnürung ein künstlicher Querschnitt angelegt ist. Auf der andern Seite hat jedoch du Bois auf eine Reihe von Schwierigkeiten aufmerksam gemacht, welche der Zersetzungshypothese im Wege stehen. Der parelektronomischen Strecke kommt nach du Bois in vielen Fällen eine messbare Ausdehnung zu, ein innerhalb derselben angefertigter Querschnitt ist positiv, jeder andere Querschnitt negativ: nun ist nicht ersichtlich, warum auf zwei in gleicher Weise angelegten Querschnitten die chemische Zersetzung mit verschiedener Geschwindigkeit erfolgen sollte. Gleicher Weise lässt sich für die ursprüngliche elektromotorische Wirksamkeit der Nerven und Muskeln das postmortale Anwachsen der schwachen Ströme des Längsschnitts geltend machen. Diese sowie die schwachen Querschnittsströme lassen sich aus keiner der Hypothesen, die man zur Erklärung des Gegensatzes zwischen Längs- und Querschnitt erfinden kann, ableiten (s. unten S. 521). Sie werden aber begreiflich, sobald man annimmt, dass sich die verschiedenen Theile der Oberfläche in Bezug auf die Grösse ihrer elektromotorischen Kraft verschieden verhalten, und zwar kann das Anwachsen jener schwachen Ströme am naheliegendsten auf ein allmäliges Sinken der elektromotorischen Wirksamkeit der Oberfläche zurückgeführt werden. Uebrigens könnte das postmortale Anwachsen der starken Ströme, das in seinem Auftreten von dem Wachsthum der schwachen Ströme unabhängig ist, immerhin darauf beruhen, dass durch die in dem blossgelegten Sarkolemmainhalt des Querschnitts eintretende Säuerung eine schwache Säurealkalikette entsteht, deren Kraft sich zu der ursprünglichen Stromkraft hinzu addirt. Dabei ist jedoch bemerkenswerth, dass, wie wir sehen werden, die Erregbarkeit des Nerven und Muskels eine ähnliche postmortale Steigerung erfährt, eine Thatsache, welche vorläufig die aus dem Anwachsen der starken Ströme geschöpften Bedenken einigermassen entkräftet, indem sie ihrerseits dem Zusammenhang der physiologischen Leistungen mit den elektrischen Wirkungen das Wort zu reden scheint. Für den letzteren lässt sich endlich noch die Thatsache geltend machen, dass diejenigen physikalischen oder chemischen Einflüsse, welche die Leistungsfähigkeit des Nerven oder Muskels zerstören (hohe oder niedere Temperatur, sehr starke elektrische Ströme, ätzende Stoffe) auch die elektromotorischen Kräfte vernichten *).

Eine Hypothese kann entweder die Bedingungen, aus denen bestimmte Erscheinungen abgeleitet werden können, in möglichster Annäherung an die Wirklichkeit zu entwickeln suchen, oder sie kann den mehr provisorischen Zweck verfolgen, die Erscheinungen unter ein gewisses Schema zu bringen, welches die Uebersicht über dieselben erleichtert. In Bezug auf die elektromotorischen Eigenschaften der Nerven und Muskeln erfüllt die von du Bois-Reymond aufgestellte Molecularhypothese die letztere Aufgabe in einer sehr vollständigen Weise, während vom Standpunkte der Zersetzungshypothese aus eine ähnliche zusammenhängende Erklärung der Erscheinungen bis jetzt noch nicht entwickelt worden ist. Immerhin besitzt die Molecularhypothese nur einen provisorischen Charakter in dem oben angedeuteten Sinne, und sie kann schon vermöge des

*) Ueber die Frage der Präexistenz des Muskelstroms vgl. ausser den am Schluss des §. cit. Arbeiten von du Bois die Abhandlungen von Munk, Hermann, Engelmann, Worm-Müller im Archiv f. Anat. u. Physiol. und in Pflüger's Archiv, 1868—77.

Schwankens der physikalischen Vorstellungen über das Wesen der elektrischen Erscheinungen kaum einen andern besitzen. Derselbe gibt sich ausserdem in dem vorliegenden Falle daran zu erkennen, dass diese Hypothese nur über die elektrischen Erscheinungen, nicht aber über den Zusammenhang der letzteren mit den sonstigen (chemischen, elastischen, thermischen, physiologischen) Eigenschaften der Nerven und Muskeln Rechenschaft gibt.

Nerv und Muskel bestehen nach du Bois aus einem regelmässigen System peripolar-elektrischer Molecüle. Jedes dieser Molecüle besitzt nämlich eine positive Aequatorialzone und zwei negative Polarzonen (Fig. 86); erstere ist gegen die Längsschnitte (L), letztere sind gegen die Querschnitte (Q) hin gerichtet. An einem solchen System muss, wie unmittelbar erhellt, in einem leitenden Bogen, der den Längsschnitt mit dem Querschnitt verbindet, ein Strom von dem ersteren zum letzteren gehen. Dagegen können die Ströme zwischen asymmetrisch zum Aequator gelegenen Punkten eines Längs- oder Querschnitts nicht erklärt werden, so lange man annimmt, dass die elektromotorischen Kräfte der einzelnen Molecüle constant andauern. Ebenso bleibt die verschiedene Intensität der Ströme, je nachdem man einen

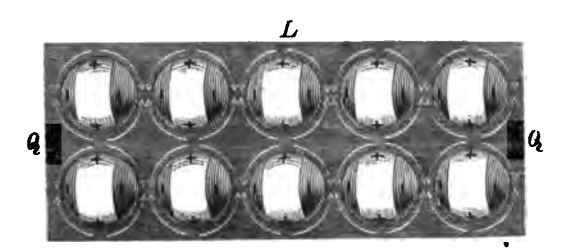


Fig. 86. Anordnung der peripolaren Molecüle in Nerv und Muskel.

dem Aequator näheren oder ferneren Punkt des Längsschnitts mit dem Querschnitt verbindet, unerklärlich. Denn welche Stelle von L und Q ableitend berührt werden mag, stets werden am Längsschnitt gleich viele Aequatorialzonen, am Querschnitt gleich viele Polarzonen von den berührenden Endpunkten des ableitenden Bogens getroffen. Alle die angeführten Erscheinungen, die Ströme schwacher Anordnung sowie die verschiedene Intensität der Ströme starker Anordnung, erklären sich aber, wenn man annimmt, dass im Nerven und Muskel, nachdem dieselben dem lebenden Thier entnommen sind, die einzelnen Molecüle mit verschiedener Geschwindigkeit ihre elektromotorischen Kräfte verlieren. Dann werden nicht nur zwischen den ungleichartigen Schnitten (Längsschnitt und Querschnitt), sondern auch zwischen den stärker und schwächer elektromotorisch wirksamen Theilen eines und desselben Schnittes Ströme entstehen müssen, welche in dem ableitend angelegten Bogen von den elektromotorisch wirksameren zu den unwirksameren Theilen gerichtet sind.

Ausser der Annahme, dass die elektromotorischen Kräfte der Nerven- und Muskelmolecüle in verschiedenem Grade inconstant sind, ist speciell für den Muskel noch eine zweite Hülfshypothese nothwendig, um die Erscheinungen der Parelektronomie zu erklären. Du Bois stellt zu diesem Zweck die Hypothese

auf, dass am natürlichen Querschnitt eine Lage elektropositiver Muskelsubstanz sich befinde. Man kann sich dies anschaulich machen, wenn man sich an die Querschnitte Q in obiger Fig. noch einmal eine Reihe halber peripolarer Molecüle (halbirt in der Mitte der Aequatorialzone) angesetzt denkt. Wir können uns zu diesem Zweck vorstellen, jedes peripolare Molecül bestehe aus zwei dipolaren, die sich ihre positiven Pole zukehren, denn offenbar kann eine Gruppirung, wie sie die Fig. 87 darstellt, derjenigen in Fig. 86 ohne weiteres substituirt werden. Es entsteht eine parelektronomische Schichte, wenn wir uns an das Ende der Reihe noch einmal ein einziges, mit dem positiven Pol gegen Q gekehrtes dipolares Molecül angesetzt denken, und eine parelektronomische Strecke könnte entstehen, wenn eine ganze Reihe solcher Molecüle nicht wie sonst zu dipolaren Gruppen vereinigt, sondern gleich gerichtet, also in säulenartiger Anordnung am Sehnenende auf einander folgten.

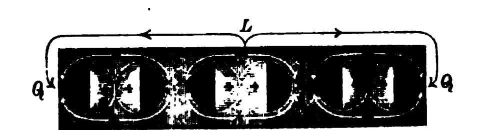


Fig. 87. Zusammensetzung der peri- aus dipolaren Molecülen.

3) Der Muskelrhombus. Schneidet man aus einem cylindrischen oder prismatischen Muskel mittelst zweier schräg zur Längsaxe und einander parallel geführter Schnitte ein Stück aus, so erhält man entweder einen schrägen Cylinder oder ein rhombisches Prisma, in beiden Fällen aber eine Form, in welcher ein Hauptdurchschnitt a b c d (Fig. 88) ein Rhombus ist. Vergleicht man nun einen der beiden schrägen Querschnitte des so dargestellten Präparats mit den senkrechten Querschnitten des regelmässigen Muskelcylinders Fig. 84, so ergibt sich ein sehr verschiedenes Verhalten beider. Wird nämlich auf den schrägen Querschnitt ein Bogen 1 symmetrisch zum Mittelpunkt aufgesetzt, so ist diese Anordnung nicht wie am senkrechten Querschnitt unwirksam, sondern es geht in dem Bogen ein Strom, der von der stumpfen Ecke a zur spitzen Ecke b gerichtet ist. In einem Bogen 2, der am senkrechten Querschnitt bereits einen aufwärts gerichteten Strom zeigt, geht immer noch ein schwacher Strom abwärts; erst ein der spitzen Ecke sehr genäherter Bogen 3 entspricht der unwirksamen Anordnung, und endlich in einem noch weiter herabgerückten Bogen 4 geht ein schwacher aufwärts gerichteter Strom. Jener Punkt, um welchen symmetrische Punkte unwirksame Anordnung geben, ist also hier von m nach m′ gerückt, und der schräge Querschnitt verhält sich im Ganzen so, als wenn zu den schwachen Strömen des senkrechten Querschnitts, die von allen Punkten des Umfangs nach der Mitte m gehen,

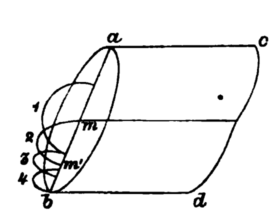


Fig. 88. Muskelrhombus.

noch ein weiterer Strom von der stumpfen zur spitzen Ecke hinzukäme. Die Intensität dieses letzteren Stroms, welchen du Bois als den Neigungsstrom des schrägen Querschnitts bezeichnet hat, nimmt zu mit dem Neigungswinkel des Querschnitts.

Die Neigungsströme kommen am lebenden Muskel vor, wenn der natürliche Querschnitt desselben sich unter einer schräg abfallenden Fläche an der Sehne ansetzt. Dies ist z. B. beim Gastrocnemius des Frosches an der Ansatzstelle der Muskelfasern an die Achillessehne der Fall, auch sind hier zuerst die Neigungsströme von du Bois beobachtet worden. Die elektromotorische Kraft der Neigungsströme ist sehr bedeutend: du Bois fand sie im Mittel am Gastrocnemius zu 0,114 eines Daniell'schen Elementes, während die elektromotorische Kraft zwischen dem Längsschnitt und senkrechten Querschnitt regelmässig gebauter Froschmuskeln 0,04—0,08, diejenige des Ischiadnerven 0,028 Daniell betrug. Da es sich hierbei immer nur um die elektromotorische Kraft zwischen den zwei abgeleiteten Punkten handelt, so geben diese Zahlen übrigens gar kein Maass für die Gesammtsumme der im Muskel oder Nerven wirksamen elektromotorischen Kräfte, die voraussichtlich sehr viel bedeutender sein wird.

Die Neigungsströme erklären sich leicht, wenn man die oben entwickelte Molecularhypothese zu Grunde legt. Denken wir uns jedes peripolare Molecül wieder in zwei dipolare mit einander zugekehrten negativen Hälften getrennt, so werden auf dem schräg geführten Querschnitt die Molecüle in der in Fig. 89 dargestellten Weise angeordnet sein. Der positiven Zone des ersten Halbmolecüls der Reihe 1 liegt die negative Zone des ersten Halbmolecüls der Reihe 2 gegenüber, der positiven Zone des letztern ist dann wieder in der Reihe 3 eine negative Zone genähert, u. s. f. Auf diese Weise folgen an dem schrägen Querschnitt + und — wie in der galvanischen Säule auf einander, und es muss ein durch diese säulenartige Anordnung bedingter Strom von der stumpfen Kante a zur spitzen Kante b entstehen, der sich zu den schwachen Strömen des Querschnitts hinzuaddirt.

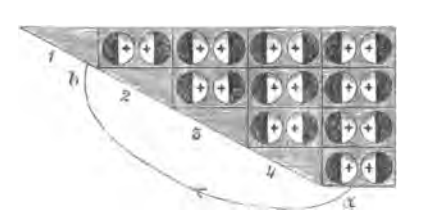


Fig. 89. Theorie der Neigungsströme.

4) Resultirende Ströme am Thierkörper. Die Ströme der Nerven und Muskeln eines Gliedes oder des ganzen Körpers setzen sich zu einem Gesammtstrom zusammen, der, als die Resultante der sämmtlichen Einzelströme, durch diese in seiner Richtung bestimmt wird; da die Muskeln das massenhafteste Gewebe sind und die stärksten Ströme entwickeln, so kann jener Gesammtstrom als die Resultante der Muskelströme betrachtet werden. Die Gesammtströme sind beim Menschen bis jetzt nicht nachgewiesen, wahrscheinlich theils weil der Gegensatz von Längs- und Querschnitt am lebenden menschlichen Muskel weniger bedeutend ist als an den Muskeln mancher Thiere, theils weil beim Menschen die Untersuchung nur durch die bedeckende Haut hindurch möglich ist.

Auch beim Frosch sind die Gesammtströme weit schwächer, so lange die Haut nicht von den Gliedern entfernt ist. Diese Schwächung rührt jedoch nicht etwa von einem Widerstand her, welchen die Haut den Strömen bietet, sondern allein davon, dass die Haut die natürlichen Querschnitte der Muskeln vor der Berührung mit der Luft oder mit den ätzenden Flüssigkeiten der Zuleitungsgefässe schützt und dadurch länger die Positivität des Querschnitts erhält. Die Richtung des Gesammtstroms geht beim Frosch in jeder der hintern Extremitäten und ebenso im ganzen Thier von unten nach oben, so dass sich der Kopf des Thieres ähnlich dem Muskellängsschnitt positiv verhält, während sich die Füsse negativ verhalten.

Mit der Entdeckung der Gesammtströme hat die Auffindung der thierisch-elektrischen Ströme den Anfang genommen. Nobili wies zuerst mittelst des Multiplicators den Strom des ganzen Frosches (den sogenannten „Froschstrom") nach. Später bestrebte sich Matteucci das elektrische Verhalten der einzelnen Theile zu studiren, er beobachtete das ungleichartige Verhalten zwischen Sehne und Oberfläche des Muskels, führte dasselbe aber noch auf die Verschiedenheit der Gewebe zurück. Erst du Bois-Reymond wies nach, dass jene elektrischen Ungleichartigkeiten im Innern des Muskels ihren Sitz haben.

5) Elektrotonischer Zustand. Als Elektrotonus bezeichnet man den Zustand, in welchen der Muskel oder Nerv in Folge der Durchleitung eines constanten elektrischen Stromes geräth.

Der Elektrotonus des Muskels ist beschränkt auf die vom Strom durchflossene Muskelstrecke. Er besteht in einer solchen Veränderung des natürlichen Muskelstroms, wie es der durch den constanten Strom erzeugten inneren Polarisation des Muskels entspricht; der constante Strom bewirkt nämlich in dem Muskel einen Gegenstrom, der sich mit dem Muskelstrom summirt. Hat der constante Strom dieselbe Richtung wie der Muskelstrom, geht er also vom Querschnitt zum Längsschnitt, so ist auch der Gegenstrom ihm gleich gerichtet, der Muskelstrom wird verstärkt; hat aber der constante Strom im Muskel eine entgegengesetzte Richtung, so wird der Muskelstrom durch den Gegenstrom vermindert. Der Elektrotonus des Muskels dauert in abnehmender Stärke noch einige Zeit an, nachdem der ihn erzeugende Strom schon aufgehört hat; hierdurch allein sind die durch ihn bewirkten Veränderungen des Muskelstroms nachweisbar.

Der Elektrotonus des Nerven zeigt von dem Elektrotonus des Muskels den wesentlichen Unterschied, dass sich die Veränderung nicht auf die durchflossene Strecke beschränkt, sondern dass sie sich über dieselbe hinaus zu beiden Seiten mit abnehmender Stärke fortpflanzt, zugleich aber in äusserst kurzer Zeit nach dem Aufhören des Stroms wieder verschwindet. Der Elektrotonus des Nerven kann daher nicht wie derjenige des Muskels nach der Unterbrechung des ihn erzeugenden Stromes noch beobachtet werden, dagegen ist er leicht während der Dauer des Stroms an ausserhalb der durchflossenen Strecke gelegenen Stellen nachzuweisen.

Indem auch er sich zu dem ursprünglichen Nervenstrom summirt, verstärkt er oder schwächt er denselben je nach der Richtung, die der constante elektrotonisirende Strom hat. Ist der letztere im Nerven vom Querschnitt zum Längsschnitt gerichtet, d. h. liegt die positive Elektrode (die Anode) dem Querschnitt näher, so verstärkt er den Nervenstrom, ist er vom Längsschnitt zum Querschnitt gerichtet, liegt also die negative Elektrode (die Kathode) dem Querschnitt näher, so schwächt er den Nervenstrom. Da nun der Nerv auf jeder Seite des constanten Stroms einen Querschnitt besitzt, so treten auch immer beide Fälle gleichzeitig auf: zur Seite der positiven Elektrode wird der Nervenstrom durch den Elektrotonus verstärkt, zur Seite der negativen Elektrode wird er geschwächt. Man unterscheidet daher zwei Phasen des Elektrotonus und bezeichnet die Verstärkung des Nervenstroms auf Seite der Anode oder im Anelektrotonus als positive Phase, die Schwächung des Nervenstroms auf der Seite des negativen Pols oder im Katelektrotonus als negative Phase. Werden, während sich eine Strecke des Nerven im Elektrotonus befindet, zwei symmetrisch zum Aequator gelegene Punkte des Längsschnitts abgeleitet, so zeigt sich diese sonst unwirksame Anordnung elektromotorisch wirksam, indem im Nerven ein Strom in der Richtung des elektrotonisirenden Stromes geht. Der elektrotonische Zuwachs ist um so grösser, eine je längere Nervenstrecke vom Strome durchflossen wird, vorausgesetzt dass dabei die Stromstärke im Nerven keine Aenderung erfährt. Er nimmt ferner bis zu einer gewissen Grenze mit der Stärke des ihn erzeugenden Stromes zu. Allzu starke Ströme dagegen setzen, indem sie den Nerven erschöpfen, sehr schnell den Zuwachs herab.

Du Bois fand ferner, dass der Zuwachs bei gleichbleibender Grösse der durchflossenen Nervenstrecke am grössten ist, wenn der Strom den Nerven parallel seiner Längsaxe durchfliesst, während er ganz verschwindet, wenn der Strom zur Längsaxe senkrecht ist. Auch die Länge der abgeleiteten, in den Galvanometerkreis eingeschalteten Nervenstrecke ist von bedeutendem Einfluss. Dieser Einfluss ist ein verwickelter, lässt sich jedoch aus den oben erörterten Thatsachen leicht ableiten. Man hat dabei immer nur den ursprünglichen Nervenstrom und den Strom des Elektrotonus von einander zu trennen und zu beachten, dass der letztere abnimmt mit der Entfernung von der durchflossenen Strecke. In der relativen Grösse des Zuwachses besteht zwischen der positiven und negativen Phase des Elektrotonus ein constanter Unterschied: schon im möglichst leistungsfähigen Nerven übertrifft nämlich der positive Zuwachs immer den negativen; mit dem Sinken der Leistungsfähigkeit nimmt dann der negative Zuwachs noch weit schneller ab als der positive, so dass das Uebergewicht des letzteren fortan grösser wird. Ist aber der negative Zuwachs endlich auf ein gewisses Minimum herabgesunken, so verändert er sich nur noch sehr langsam, während der positive Zuwachs schneller sinkt, der Unterschied gleicht daher allmälig sich wieder aus. Die ganze Veränderung des Nervenstroms durch den elektrotonischen Zuwachs lässt sich durch Fig. 90 versinnlichen. In derselben sind A und K die beiden Elektroden (Anode und Kathode), die an den

Nerven N N' angelegt sind. a' b' c' d' ist die Curve des Nervenstroms, $\alpha\,\beta\,\gamma\,\delta$ die Curve der Stromstärken des Elektrotonus, der zwischen β und γ gelegene Abschnitt dieser Curve ist unbekannt; endlich a b c d ist die aus den beiden vorigen construirte Curve der aus dem ursprünglichen Nervenstrom und dem Elektrotonus resultirenden Stromstärken.

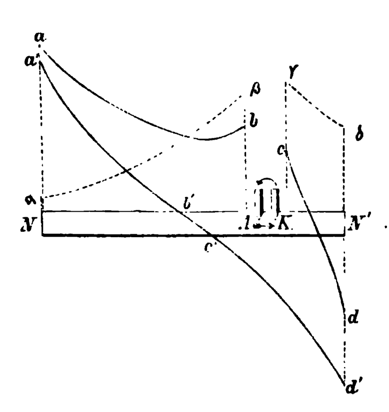
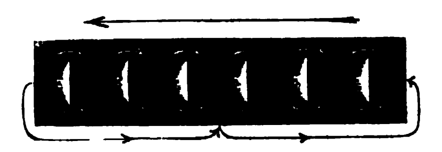


Fig. 90. Intensität des Nervenstroms im Elektrotonus.

Zur Erklärung des elektrotonischen Zuwachses kann man sich wieder jedes peripolare Molecül in zwei dipolare zerlegt denken (Fig. 87). Setzt man nun voraus, dass in einem solchen System jedes Molecül drehbar sei, so wird bei der Einwirkung des elektrischen Stromes zwischen den Elektroden eine Vertheilung eintreten müssen, wie sie ähnlich in jedem von einem Strom durchflossenen Elektrolyten stattfindet: jedes Molecül wird seinen positiven Pol dem negativen des constanten Stroms und seinen negativen dem positiven des constanten Stroms zukehren. Nur wird, da die Molecüle unseres Systems an und für sich schon elektromotorische Kräfte besitzen, zu erwarten sein, dass einerseits die secundär-elektrische Wirkung stärker ausfällt als in einem gewöhnlichen Elektrolyten, und dass anderseits doch auch das Gewebe in demjenigen Sinne wirksam zu sein fortfährt, in welchem es vor der Einwirkung des constanten Stromes wirksam war. Man kann sich dies versinnlichen, indem man sich die einzelnen Molecüle so gedreht denkt, dass sie nicht vollständig in die dipolare Anordnung übergeführt sind, sondern zwischen dieser und der peripolaren die Mitte halten. Beim Muskel beschränkt sich die innere Polarisation, die wir als Uebergang des Systems in die dipolare Anordnung deuten, wie bei andern Elektrolyten auf die zwischen den Polen gelegene Strecke; beim Nerven pflanzt sie sich mit abnehmender Stärke über die Pole hinaus fort. Die Fig. 91 versinnlicht uns hiernach die neue Anordnung der Molecüle, wenn der constante Strom in der Richtung des obern Pfeils geht. Da übrigens der Nervenstrom noch neben dem Elektrotonus wirksam ist, so müssen wir uns in Wirklichkeit eine Stellung der Molecüle denken, bei der sie zwischen der hier und der in Fig. 86 dargestellten Lage die Mitte halten.


Fig. 91. Theorie des Elektrotonus.

Die eingehendere Analyse eines Systems elektromotorischer Molecüle, wie es die oben S. 515 u.f. entwickelte Hypothese in den Nerven und Muskeln voraussetzt, ist von du Bois-Reymond und Helmholtz gegeben worden. Der Erstere hatte geglaubt, dass auch die schwachen Ströme des Längs- und Querschnitts aus der angenommenen Anordnung sich erklären liessen. Da wir uns nämlich die elektrischen Molecüle sämmtlich in einen unwirksamen Leiter eingebettet denken müssen, so glaubte du Bois aus den Stromescurven, die sich in diesem unwirksamen Leiter verbreiten, die Ströme der schwachen Anordnungen herleiten zu können. Helmholtz bewies jedoch, dass diese Ströme weder bei dem hier vorausgesetzten noch bei einem andern mit den sonstigen Erscheinungen übereinstimmenden System erklärt werden können. Die elektrischen Wirkungen im Innern des Systems müssen nämlich sämmtlich gegenseitig sich aufheben, da immer eine negative Polarzone an eine andere negative Polarzone und eine positive Aequatorialzone an eine andere positive Aequatorialzone anstösst, und es bleiben nur diejenigen Wirkungen bestehen, welche der Oberfläche des Ganzen angehören. Das System mit der verwickelteren Moleculāranordnung verhält sich daher nach aussen ebenso wie ein Körper mit gleichmässig positiver Oberfläche und gleichmässig negativem Querschnitt (etwa wie ein kupferner Cylinder, dessen Mantel verzinkt ist). Stellt man nun an einem solchen Körper mittelst eines leitenden Bogens eine Verbindung zwischen Längs- und Querschnitt her, so muss in dem Bogen ein Strom vorhanden sein, der die gleiche Intensität besitzt, welche Stelle des Längs- oder Querschnitts man auch berührt, da der elektrische Gegensatz immer der nämliche bleibt. Zwischen zwei Punkten des Längsschnitts oder des Querschnitts allein wird dagegen niemals ein Strom entstehen können. Dies ändert sich jedoch, wenn die elektromotorischen Kräfte der einzelnen Molecüle in ungleichem Maasse abnehmen, wie dies für die thierischen Theile äusserst wahrscheinlich ist. Man muss übrigens zur Erklärung der Gesetzmässigkeit der angeführten Abweichungen annehmen, dass auch jenes Absterben mit einer gewissen Gesetzmässigkeit geschieht, dass nämlich immer die in der Nähe des Aequators gelegenen Elemente länger ihre elektromotorischen Kräfte bewahren, als die davon ferner gelegenen, eine Annahme, die mit der Thatsache, dass die Gewebe von den Querschnitten aus abzusterben pflegen, übereinstimmt. Aehnliche Abweichungen könnten entstehen, wenn in dem System die elektromotorischen Kräfte der einzelnen Molecüle etwa durch die sie umkreisenden Ströme verändert würden. An einem Schema aus peripolaren Zinkkupfermolecülen, an welchem du Bois ebenfalls die Ströme der schwachen Anordnung beobachtete, ist die Abweichung von der Theorie wahrscheinlich durch die letztgenannte Ursache bedingt *).

Der Elektrotonus des Nerven und Muskels findet sein Analogon in denjenigen Erscheinungen, welche an allen feuchten porösen Körpern beim Durchleiten eines constanten Stromes auftreten. Da die feuchten porösen Körper aus einem festen Gerüste bestehen, in dessen Maschen Flüssigkeit eingeschlossen ist, so bieten sie im Allgemeinen dem elektrischen Strom zwei Wege dar, den Weg durch die Flüssigkeit und den Weg durch das feste Gerüste. Ist der Widerstand der Flüssigkeit so gross, dass derjenige des Gerüstes dagegen verschwindet, so leitet bloss das letztere, und der Strom durchsetzt den Körper wie ein Metall. Verschwindet

*) Helmholtz, Poggend. Annalen Bd. 85.

umgekehrt gegen den Widerstand des Gerüstes derjenige der Flüssigkeit, so leitet allein diese, es scheiden sich nun, wie bei der Leitung durch blosse Flüssigkeiten, an den Elektroden die Ionen aus und bewirken einen den ursprünglichen Strom schwächenden Strom von entgegengesetzter Richtung (äussere Polarisation). Ist dagegen, wie es meistens bei den feuchten organischen Geweben vorkommt, der Widerstand der Flüssigkeit und des festen Gerüstes nicht so sehr verschieden, so leiten beide den Strom: nun verhalten sich aber, da ja die festen Theile ähnlich den Metallen leiten, je zwei einander benachbarte, durch Flüssigkeit getrennte Gerüsttheile ähnlich den Elektroden; an dem Theilchen, von welchem aus der positive Strom in die zwischenliegende Flüssigkeit tritt, scheiden positive Ionen, an dem andern, in welches der Strom tritt, negative Ionen sich aus, es entsteht so durch die ganze Länge des Leiters eine innere Polarisation, welche gleich der äussern noch einige Zeit nach dem Aufhören des Stroms andauert. Die innere Polarisation ist nach Hermann in der Querrichtung der Nerven und Muskeln stärker als in der Längsrichtung, ohne Zweifel desshalb, weil in der queren Richtung an den die einzelnen Nerven- und Muskelfasern umgebenden Hüllen vorzugsweise die elektrolytischen Zersetzungsproducte sich ablagern. Ausserdem geschieht die Ausgleichung der inneren Polarisation im Muskel langsamer als im Nerven. Die Beziehung der inneren Polarisation zu dem Elektrotonus des Nerven und Muskels liegt nahe. Als eine säulenartige Anordnung der Ionen lässt sich die innere Polarisation eines jeden feuchten Leiters darstellen. Der wesentliche Unterschied des Nerven besteht nur darin, dass sich bei ihm die innere Polarisation weit über die vom Strome durchflossene Strecke hinaus fortpflanzt, der des Muskels darin, dass bei ihm die innere Polarisation nach dem Aufhören des Stromes etwas länger anzudauern scheint, als es bei einem gewöhnlichen feuchten Leiter der Fall ist. Diese Unterschiede sind von du Bois darauf bezogen worden, dass Nerv und Muskel selbst schon elektromotorische Eigenschaften besitzen. Hermann hat nun auch für die Erscheinungen des extrapolaren Elektrotonus in dem Verhalten der inneren Polarisation feuchter Leiter Analogieen aufzufinden gesucht. Er umgab Metalldrähte mit polarisirbaren feuchten Leitern, indem er z. B. durch eine mit Zinkvitriollösung gefüllte Glasröhre einen Platindraht zog; es fand sich hierbei, dass ausserhalb der von einem Strom durchflossenen Strecke dieser Vorrichtung Ströme abgeleitet werden konnten, die dem polarisirenden Strome gleich gerichtet waren. Die Erklärung dieser Erscheinung liegt darin, dass der zugeleitete Strom vorzugsweise durch den besser leitenden Draht sich abzugleichen sucht, und dass durch die Polarisation an der Grenze des Drahts und des feuchten Leiters ein Uebergangswiderstand entsteht, wesshalb der Strom zum Theil erst in weiterem Abstand von den Elektroden in den Draht eintritt. Indem nun aber bei diesem Versuch eine dem Elektrotonus gleichende Erscheinung durch Bedingungen herbeigeführt wird, von denen sehr zweifelhaft ist, ob sie in ähnlicher Weise auch im Nerven stattfinden, kann auch die auf denselben gegründete Theorie des Elektrotonus noch nicht als eine hinreichend begründete zugegeben werden.

Eine weitere Eigenschaft der feuchten porösen Leiter besteht darin, dass die in ihnen enthaltene Flüssigkeit unter dem Einfluss des Stroms sich bewegt: sie wird, wie die leitenden Flüssigkeiten überhaupt, mit dem positiven Strom fortgeführt. Dadurch verarmt das feste Gerüste an der Stelle der positiven Elektrode, meistens unter entsprechender Gestaltveränderung, an Flüssigkeit, und der

Widerstand, welchen der Körper dem Strom entgegensetzt, wird an dieser Stelle vergrössert (äusserer secundärer Widerstand). Derselbe Vorgang, der sich hier an der positiven Elektrode ereignet, kann nun aber auch, ähnlich der innern Polarisation, in der ganzen durchströmten Strecke vorkommen: es entsteht so ein innerer secundärer Widerstand. Schon du Bois hat am Nerven äusseren secundären Widerstand nachgewiesen. H. Munk hat dann gefunden, dass die ganze intrapolare Nervenstrecke und die den Elektroden nahegelegenen extrapolaren Stellen vom Moment der Schliessung des Stroms an stetige Veränderungen des Widerstandes zeigen. Im Moment der Schliessung erfolgt an der Stromeintrittsstelle Verarmung an Flüssigkeit und Widerstandsvermehrung, in der übrigen Nervenstrecke Flüssigkeitszunahme und Abnahme des Widerstandes, der Gesammtwiderstand der durchströmten Stelle aber nimmt anfangs ab, um dann mit beschleunigter Geschwindigkeit zu wachsen. Nach der Unterbrechung des Stroms gleichen sich diese Veränderungen, die im Allgemeinen mit der Intensität und Dauer der Ströme zunehmen, rasch wieder aus. Die angegebenen Widerstandsveränderungen erstrecken sich continuirlich über die Elektroden hinaus, so dass der Widerstand jenseits der positiven Elektrode vergrössert, jenseits der negativen verringert ist. Analoge Erscheinungen werden am Muskel beobachtet. An frischen Muskelbündeln ist die der Schliessung des Stroms folgende Bewegung von der positiven zur negativen Elektrode unmittelbar wahrzunehmen; bei länger dauernder Wirkung entsteht an der Kathode eine gallertige Anschwellung, an der Anode eine Verjüngung. Nach eingetretener Starre nehmen diese Bewegungserscheinungen beträchtlich ab (Kühne, du Bois) *).

Zur Untersuchung der Gesetze des Nerven- und Muskelstroms muss eine sehr empfindliche stromprüfende Vorrichtung in den Schliessungsbogen, welcher den Strom von den ungleichartigen Punkten des Nerven oder Muskels ableitet, eingeschaltet werden. Zugleich sind die gewöhnlich für derartige Zwecke benützten metallischen Schliessungsbogen an ihren das Gewebe berührenden Enden durch feuchte Leiter zu ersetzen, damit nicht das Gewebe durch die elektrolytischen Zersetzungsproducte, die sich stets an den in einen Stromeskreis eingeschalteten Metallenden abscheiden, chemisch angegriffen werde. Endlich ist es höchst zweckmässig, wenn man als Flüssigkeit, durch welche die Berührung der Metalle mit den thierischen Theilen vermittelt wird, die Lösung eines dem betreffenden Metall angehörigen Salzes wählt, so dass also z. B. Zinkenden in Zinkvitriollösung tauchen, und erst diese Lösungen vermittelst einer weiteren zwischengeschobenen Flüssigkeit, die den Nerven nicht verändert, mit dem letztern in Berührung kommen. Man bezweckt hiermit überhaupt die Ausscheidung elektrolytischer Zersetzungsproducte in dem ganzen Kreis, in welchem der Nerven- oder Muskelstrom wirkt, zu verhüten, weil jede solche Ausscheidung einen sogenannten Polarisationsstrom in einer dem ursprünglichen Strom entgegengesetzten Richtung erzeugt, der namentlich alle messenden Untersuchungen völlig unmöglich macht. Die in der Fig. 92 dargestellte, neuerdings von du Bois-Reymond benützte Vorrichtung erfüllt die angegebenen Forderungen.

---

*) Du Bois-Reymond, gesammelte Abhandlungen zur allg. Muskel- und Nervenphysiologie, Bd. 1. Kühne, Müller's Archiv 1860. H. Munk, Untersuchungen über das Wesen der Nervenerregung, Bd. 1. 1868. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. Hermann, Pflügers Archiv Bd. 5 u. 8.

Dieselbe besteht aus den Zuleitungsgefässen ZZ' mit den Bäuschen BB', aus dem Galvanometer G und aus den jene mit diesem verbindenden Kupferdrähten D. Die Zuleitungsgefässe ZZ' bestehen aus amalgamirtem Zink und werden mit Zinkvitriollösung gefüllt, sie sind aussen überfirnisst, stehen auf isolirenden Unterlagen u und sind mit Handhaben h versehen. Durch die Metallklemmen k werden sie mittelst der beiden Kupferdrähte D mit dem Galvanometer G verbunden. Die Bäusche BB' bestehen aus zusammengelegtem Filtrirpapier, das mit Zinkvitriollösung getränkt ist. Da die letztere nicht mit den thierischen Theilen in

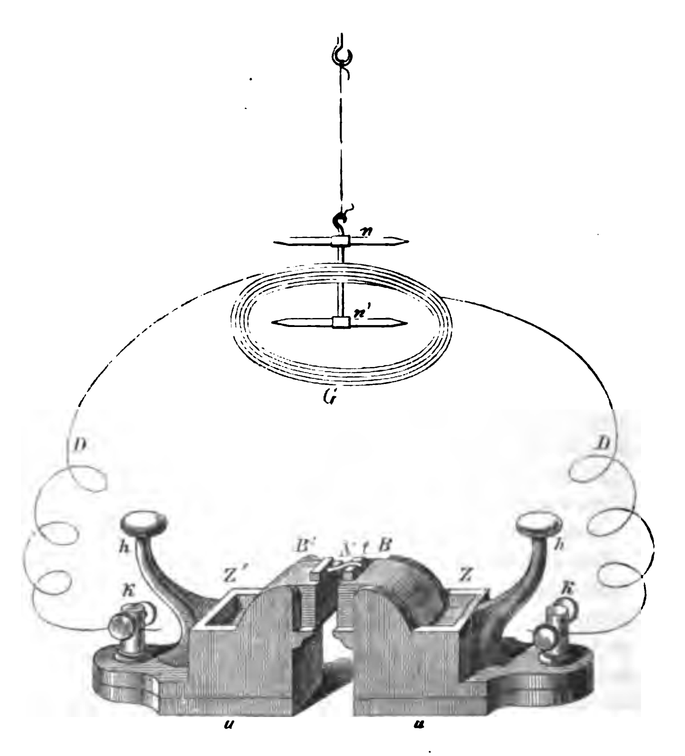


Fig. 92. Vorrichtung zu thierisch-elektrischen Versuchen, zum Theil schematisch.

Berührung kommen darf, so kommen auf die Bäusche kleine Thonklötzchen t, die mit verdünnter Kochsalzlösung durchfeuchtet sind, auf diese Klötzchen wird dann der Nerv N oder der Muskel mit den abzuleitenden Punkten aufgelegt. Zur Nachweisung der Gesammtströme wird entweder der enthäutete Frosch oder der unversehrte Frosch, nachdem man zuvor seine Haut, um die Positivität der Querschnitte zu zerstören, mit Kochsalzlösung bepinselt hat, auf die Zuleitungsbäusche gebracht. Bei der Auflegung des nicht enthäuteten Frosches wirkt oft der Umstand störend ein, dass in der Haut selbst schwache elektromotorische Kräfte ihren Sitz haben (§. 14). Das Galvanometer muss für thierisch-elektrische Versuche von hoher Empfindlichkeit sein, es bedarf hierzu vieler (20—30,000) Windungen eines dünnen und wohl isolirten Kupferdrahts und eines Nadelpaars n n'

von möglichst langsamer Schwingungsdauer. Zu diesem Zweck müssen die beiden mit den gleichen Polen entgegengesetzt gerichteten Magnetnadeln möglichst gleich magnetisch sein, es heben dann die über einander liegenden ungleichen Pole die Einwirkung des Erdmagnetismus nahezu auf. Ein auf diese Weise astatisch gemachtes Nadelpaar wird, weil es nur noch durch eine sehr geringe Richtkraft im magnetischen Meridian gehalten ist, durch die schwächsten Ströme schon abgelenkt. Je vollkommenere Astasie ein Magnetpaar besitzt, um so langsamer schwingt dasselbe um seine Gleichgewichtslage. Solche Magnete, deren Schwingungen durch eine sie umgebende Kupferhülse gedämpft sind, bieten, wenn der höchste Grad der Astasie erreicht ist, den aperiodischen Schwingungszustand dar, d. h. einen Zustand, in welchem sie überhaupt keine Schwingungen mehr um die Gleichgewichtslage ausführen (du Bois). Dieser aperiodische Zustand ist wegen der Raschheit, mit welcher der Magnet, wenn er durch einen Strom abgelenkt wird, seine neue Stellung erreicht, für viele thierisch-elektrische Versuche von grossem Vortheil. An Stelle der zwei fest mit einander verbundenen Magnetnadeln bedient man sich bei der Wiedemann'schen Boussole, die sich namentlich zu messenden Versuchen eignet, zu denen der gewöhnliche Multiplicator unbrauchbar ist, eines magnetischen Metallspiegels, dessen Schwingungen mittelst eines mit Scala versehenen Fernrohrs beobachtet werden. Die Astasie wird in diesem Fall durch einen zweiten feststehenden Magneten bewirkt, der in einiger Entfernung unter dem von der Drahtrolle umgebenen Magnetspiegel angebracht ist. Für einzelne elektrophysiologische Versuche hat sich Marey auch des Lippmannschen Quecksilberelektrometers bedient, dessen Quecksilbersäule durch ihre Bewegungen ziemlich rasch verlaufenden Schwankungen des Stromes noch zu folgen vermag, und der sich darum besonders für solche Fälle eignet, wo es sich darum handelt zu entscheiden, ob ein Strom continuirlich oder in schnellen Schwankungen seiner Intensität begriffen ist.

Bei seinen früheren Untersuchungen benützte du Bois statt der Zinkgefässe mit Kochsalzlösung gefüllte Glasgefässe und mit Kochsalzlösung getränkte Bäusche. In den Gefässen fanden sich Platinplatten, die mit dem Galvanometer in Verbindung standen. Diese Vorrichtung hatte den Uebelstand, dass bei ihr die Polarisation an den Platinplatten die Untersuchung erschwerte und namentlich genauere messende Beobachtungen unmöglich machte. Ist nämlich etwa auf den Bausch B ein Längsschnitt, auf B' ein Querschnitt aufgelegt, so geht ein Strom von dem Gefäss Z aus durch das Galvanometer nach dem Gefäss Z'; in Folge dessen entsteht in den Kochsalzgefässen eine Wasserzersetzung, an dem Platin des Gefässes Z scheidet sich das negative Zersetzungsproduct der Elektrolyse, der Sauerstoff, an dem Platin des Gefässes Z' das positive Zersetzungsproduct, der Wasserstoff, aus, es entsteht hierdurch ein Polarisations- oder Ladungsstrom, der von Z' nach Z, d. h. in einer dem ursprünglichen Strom entgegengesetzten Richtung geht und daher die Stärke dieses Stromes allmälig schwächt. Beobachtungen mit solchen polarisirbaren Elektroden können, wie man leicht sieht, nur massgebend sein, falls man zuvor sich überzeugt hat, dass kein Polarisationsstrom im Kreise vorhanden ist, wenn also bei Verbindung der Bäusche B und B' mit einem indifferenten Leiter, z. B. mit einem dritten Bausch, die Magnetnadel keine Ablenkung zeigt. Ist eine solche vorhanden, so nimmt dieselbe durch längeres Geschlossensein des Kreises allmälig ab, indem die erste Polarisation wieder eine zweite ihr entgegengesetzte erzeugt, wodurch jene allmälig zerstört

wird. Die ganze Polarisation wird aber von vorn herein vermieden, wenn man unpolarisirbare Elektroden, d. h. Metallflächen, die mit einer Lösung desselben Metalls in Berührung stehen, anwendet. Hat man z. B. Zinkgefässe mit Zinkvitriollösung, so wird, wenn der Strom wieder von Z nach Z' geht, an der Metalloberfläche Z metallisches Zink niedergeschlagen, an der Oberfläche Z' scheidet sich Schwefelsäure aus und löst hier metallisches Zink auf, die Beschaffenheit des Metalls und der es berührenden Lösung wird also hier niemals verändert.

Auf noch weit einfachere Weise als mittelst des Galvanometers lässt sich der Nerven- oder Muskelstrom mit Hülfe des sogenannten stromprüfenden Froschschenkels, d. h. eines andern Nerven und seines zugehörigen Muskels, nachweisen. Da nämlich der Muskel in Zuckung geräth, wenn ein elektrischer Strom auf seinen Nerven einwirkt (s. §. 97), so entsteht auch eine solche Zuckung im Moment, wo man mittelst des Nerven Längs- und Querschnitt der elektromotorisch wirksamen thierischen Theile mit einander verbindet. Diese Zuckung führt in der Geschichte des Galvanismus den Namen der „Zuckung ohne Metalle". Sie ist natürlich nur dann zu beobachten, wenn die elektromotorische Wirksamkeit der thierischen Theile nicht zu gering ist, und daher dem empfindlichen Galvanometer gegenüber ein ziemlich unvollkommenes Prüfungsmittel. Auch der Elektrotonus lässt sich mit dem stromprüfenden Froschschenkel nachweisen. Im Moment, wo der constante Strom durch eine Nervenstrecke geschlossen wird, geräth nämlich der Muskel des mit irgend einer andern entfernten Nervenstrecke in Berührung stehenden stromprüfenden Nerven in Zuckung. Man bezeichnet diese durch den elektrotonischen Zuwachs entstehende Zuckung als secundäre Zuckung vom Nerven aus (im Gegensatz zur secundären Zuckung vom Muskel aus, s. §. 101). Eine besondere Form dieser Zuckung ist die von du Bois sogenannte paradoxe Zuckung. Dieselbe besteht darin, dass, wenn ein Nervenstamm in zwei Aeste A und B sich spaltet, bei der Reizung von A nicht bloss der zu A gehörige, sondern auch der zu B gehörige Muskel zuckt. Man nennt die Zuckung paradox, weil sie dem Gesetz der isolirten Leitung in der Nervenfaser (§. 99) zu widersprechen scheint*).

2. Erscheinungen an den Nerven und Muskeln bei ihrer Thätigkeit.

A. Aeussere Erscheinungen der Nerven- und Muskelthätigkeit.

§. 96. Die Reizungserscheinungen im Allgemeinen.

Unter dem Einfluss bestimmter Einwirkungen, die wir als Reize bezeichnen, treten Nerv und Muskel aus dem ruhenden in den thätigen Zustand über. Wir unterscheiden innere und äussere Reize. Als

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. 1 u. 2, gesammelte Abhandlungen Bd. 1 u. 2. Marey, compt. rend. t. 84. Die ältere Literatur ist vollständig gesammelt in dem zuerst citirten Werke von du Bois-Reymond.

innere Reize bezeichnen wir die nach ihrer näheren Beschaffenheit noch unerkannten Vorgänge in den Centralorganen und Ganglien, durch welche Nerven und durch diese Muskeln oder andere Anhangsapparate des Nervensystems (Drüsen, Sinnesorgane) in den erregten Zustand übergeführt werden. Die Centralapparate, die solche innere Reize entwickeln, nennt man automatische Centren, und die von ihnen erzeugte Erregung der Nerven und ihrer peripherischen Anhangsgebilde wird darnach der Reizung durch äussere Einwirkungen gegenüber auch als automatische Erregung unterschieden. Stets bilden, so viel wir wissen, Nervenzellen die Ausgangspunkte dieser Erregung. Die bekanntesten Erscheinungen, welche durch automatische Erregung verursacht werden, sind die willkürlichen und die instinctiven Bewegungen. Doch ist es zweifellos, dass noch andere vom Nervensystem abhängige Vorgänge, Secretionen, Bewegungshemmungen u. s. w., zuweilen durch dieselbe Art der Erregung zu Stande kommen. Aeussere Reize sind nicht im Thierkörper erzeugte, sondern von aussen denselben treffende physikalische und chemische Agentien, die bei ihrer Wirkung auf den Nerven oder auf Organe, die mit dem Nerven in Zusammenhang stehen (Muskeln, Drüsen, Centralorgane), Erregung verursachen. Wir können zwei Kategorien äusserer Reize unterscheiden: 1) Die natürlichen Sinnesreize (Tasteindruck, Wärme, Licht, Schall, Geschmacks- und Geruchsreize), welche vermittelst der Wirkung auf besondere Endapparate, die Sinnesorgane, Nervenerregung verursachen; dabei kann aber jedes Sinnesorgan entweder nur durch bestimmte (specifische) Reize in Erregung gebracht werden oder, wo es auch auf andere Reize reagirt, da spricht es in der jenem adäquaten Reiz entsprechenden Form an: so ist das Licht der adäquate Reiz für die vermittelst des Auges eingeleitete Erregung des Sehnerven, der Schall der adäquate Reiz für die natürliche Erregung des Hörnerven u. s. w. 2) Die allgemeinen Nervenreize. So nennen wir alle jene physikalischen und chemischen Agentien, welche Nerven jeder Art (sensible, motorische u. s. w.) durch directe Einwirkung auf dieselben, ohne dass es besonderer Uebertragungsorgane bedürfte, in Erregung versetzen.

Die allgemeinen Nervenreize sind in der Regel zugleich Muskelreize, indem sie, direct auf den Muskel angewandt, diesen ebenfalls in Erregung bringen. Die mechanische, chemische, thermische und elektrische Reizung gehören hierher. So lange sie diesen Zustandswechsel erfahren können, bezeichnen wir die Nerven und Muskeln als reizbar oder erregbar, und je geringer die Intensität des Reizes ist, die den Wechsel herbeiführt, um so grösser nennen wir ihre Erregbarkeit.

Der Uebergang in den thätigen Zustand gibt sich am Muskel durch die eintretende Zusammenziehung kund. Ist diese rasch vorübergehend, so nennt man sie Zuckung. Dauert sie längere Zeit, so bezeichnet man sie als tetanische Contraction oder Tetanus. Am Nerven verräth sich der thätige Zustand durch kein unmittelbar ohne feinere Hülfsmittel an

ihm wahrzunehmendes Kennzeichen. Wir können aber auf jenen Zustand schliessen aus den sinnlich wahrnehmbaren Effecten, die er in den Organen, mit welchen der Nerv in Verbindung steht, hervorbringt. Diese Organe sind: 1) Sensible Centralorgane, sie bestehen so viel bekannt immer aus Nervenzellen, der Erfolg der ihnen durch den Nerven zugeleiteten Erregung ist die Empfindung, die mit ihnen in Verbindung stehenden Nerven sind die sensibeln oder Empfindungsnerven. 2) und 3) Muskeln und Drüsen: die ihnen durch den Nerven zugeführte Erregung äussert sich dort als Zuckung, hier als Secretion. Die durch ihre Erregung diese Vorgänge einleitenden Nerven werden motorische und secretorische Nerven genannt. Ausser ihnen können zu muskulösen und, wie es scheint, auch zu drüsigen Organen sich Nerven begeben, deren Erregung nicht Zuckung oder Secretion, sondern Hemmung vorhandener Zuckungen oder stattfindender Absonderungen zur Folge hat: man nennt sie hemmende Nerven. Auf welcher Art der Verbindung der Nerven mit diesen Organen die Hemmung beruht, ist noch unbekannt. Höchst wahrscheinlich ist es, dass dieselbe stets nur vermittelst zwischengeschobener Nervenzellen (Hemmungsganglien) zu Stande kommt. Andere in den Verlauf der motorischen Fasern eingeschaltete Nervenzellen (Erregungsganglien) leiten die motorische Erregung ungehemmt weiter oder verstärken sogar dieselbe; in diesem Fall scheint die Dazwischenkunft der Nervenzellen entweder die Verbreitung der Erregung über eine grössere Zahl motorischer Fasern oder, wie z. B. an den Beschleunigungsganglien des Herzens (§. 73), eine abgeänderte zeitliche Vertheilung derselben zu bezwecken. 4) Reflexorgane. Auch hier sind die wesentlichen Elementartheile Nervenzellen. Das Kennzeichen eines Reflexorgans besteht darin, dass dasselbe Nerven, die mit disparaten peripherischen Organen zusammenhängen, mit einander verknüpft. Auf diese Weise können folgende Verbindungen hergestellt werden: a) sensibler mit sensibeln Fasern: der Erfolg der Nervenerregung ist Mitempfindung; b) sensibler mit motorischen Fasern, die gewöhnlichste Verbindungsweise: Erfolg Reflexbewegung; c) sensibler mit secretorischen Fasern: Erfolg reflectorische Secretion; d) sensibler mit hemmenden Fasern: Erfolg Hemmung einer Muskelbewegung oder einer Secretion (Hemmungsreflex). Endlich können noch die erregenden Centralapparate unter einander verbunden sein, wodurch die automatische oder reflectorische Erregung auf benachbarte Nervenzellen überspringt und Miterregung (Mitbewegung, Mitabsonderung) hervorruft.

Die Verschiedenheit der Erfolge, welche in diesen einzelnen Fällen die Erregung der Nerven herbeiführt, ist nicht durch eine specifische Verschiedenheit der Nerven selber verursacht. Vielmehr stimmen die Erregungsvorgänge in den sensibeln, motorischen, secretorischen Nerven u. s. w., vollständig überein, und hängt es nur von den centralen und peripherischen Gebilden (Nervenzellen, Sinnesorganen u. s. w.), mit welchen der Nerv

verbunden ist, ab, ob seine Erregung Empfindung, Muskelzuckung, Secretion oder aber Hemmung eines solchen Vorgangs zur Folge hat.

Die Verbindung der Nerven mit centralen und peripherischen Endorganen ist ausser für die Erfolge der Reizung für die Ernährung des Nerven selbst und seiner Anhangsorgane von Bedeutung. Der peripherische Abschnitt einer jeden Nervenfaser, die von der Nervenzelle, aus welcher sie entspringt, getrennt wird, wandelt von der Trennungsstelle an allmälig, während ihr Inhalt zuerst verfettet und dann schwindet, in einen Strang gewöhnlichen Bindegewebes sich um, falls nicht durch eine vom centralen Stumpf ausgehende Regeneration die Leitung wieder hergestellt wird. Mit der Umwandlung des Nerven entsteht aber zugleich eine Veränderung der peripherischen Organe, mit welchen er in Verbindung steht. Stets führt diese Veränderung zu einer Aufhebung der Function der Organe und endlich zu völligem Schwund derselben, während andere Gewebselemente (Bindegewebe, Fett) an ihre Stelle treten.

Die Veränderungen in dem peripherischen Theil durchschnittener oder unterbundener Nerven beginnen mit dem Zerfallen und der Verfettung der Markscheide; erst später zerfällt auch der Axencylinder, und trifft man dann die ganze Nervenröhre erfüllt von Fettkörnchen; gleichzeitig wuchert das Neurilemma, bis, unter allmäligem Schwund des Inhaltes der Röhren, der ganze Nerv in einen Bindegewebsstrang umgewandelt ist. Der erste Anfang der Veränderungen besteht nach Ranvier in einer Schwellung und Vermehrung der an den Ringsegmenten der Markscheide (S. 499) gelegenen Kerne sowie des die letzteren umgebenden Protoplasmas der Primitivscheide. Dadurch wird zuerst die Markscheide zertrümmert und dann auch die Continuität des Axencylinders unterbrochen. Durch letzteres erklärt es sich, dass die Leitungsfähigkeit des Nerven aufgehoben wird, noch bevor bedeutendere Veränderungen in seiner chemischen Structur eingetreten sind. Am centralen Ende der Faser findet sich zwar ebenfalls Kernvermehrung und endlich Zerfall der Markscheide; diese Veränderungen sind aber unbedeutender, und der Axencylinder bleibt dabei stets erhalten. Wo eine Regeneration der peripherischen Fasern erfolgt, da geschieht sie stets von dem centralen Stumpf aus. Waller u. A. glaubten, aus diesem wüchsen die Axencylinder direct in den peripherischen Nerven hinein. Nach Ranvier und Benecke geht aber die Regeneration von den Kernen der Primitivscheide aus, welche zuerst zu spindelförmigen Zellen auswachsen und dann mit einander verschmelzen, so dass die Regeneration in einer ähnlichen Weise vor sich geht wie die Entwicklung embryonalen Nervengewebes. Ist der durchschnittene Nerv motorisch, so degenerirt gleichzeitig der zugehörige Muskel, indem zuerst die Kerne sich vermehren und dann eine Fettmetamorphose (wachsartige Degeneration) des ganzen Sarkolemmainhalts eintritt. Diese Veränderungen erfolgen auch dann, wenn der Muskel durch öftere Reize in Function erhalten wird. Veränderungen analoger Art beobachtet man an Drüsen und Sinnesorganen, deren Nerven durchschnitten wurden. Nach Durchschneidung des Trigeminus in der Schädelhöhle entzündet sich die Schleimhaut der von ihm versorgten Theile, Nase, Mundhöhle, Conjunctiva, die Hornhaut trübt sich durch Exsudatbildung (Magendie, Schiff). Vielfach hat man diese sämmtlichen Erscheinungen durch die Annahme besonderer nutritiver Nerven erklärt, die sich zu allen

Organen, auch zu den Nerven selbst begeben sollen. Auf solche nutritive Nerven werden dann auch die bei andauernder Reizung mancher Nervenstämme eintretenden Entzündungen und Exsudatbildungen peripherischer Organe zurückgeführt (Samuel). Da nun nach der Nervendurchschneidung die sämmtlichen in einem Stamm gelegenen Nervenfasern degeneriren, so muss man bei dieser Annahme immerhin voraussetzen, dass die s. g. nutritiven Nerven selbst schon in Folge der blossen Trennung vom Centralorgan sich verändern. Dann liegt aber kein Grund vor, dies nicht auch für die übrigen Nerven vorauszusetzen, und es wird wenigstens für die Nerven die Annahme nutritiver Fasern überflüssig. Aber auch in Bezug auf die peripherischen Organe scheint jene Annahme nicht zureichend begründet, denn der Nachweiss, dass nutritive Veränderungen nur bei der Reizung oder Durchschneidung bestimmter Nerven auftreten, ist bis jetzt nicht geliefert. Nach den Aufschlüssen, welche die neuere Histologie über die Endigung der Nerven in Sinnesorganen, Muskeln, Drüsen gegeben hat, ist es überdies wohl denkbar, dass die Integrität des Nerven für die Erhaltung der Structur der Organe ein wesentliches Erforderniss bildet *).

Wenn der Zusammenhang eines Nerven nicht vollständig getrennt, sondern bloss durch starke Compression die Leitung in demselben gestört wird, so pflegen sich die Axencylinder in dem peripherischen Theil zu erhalten, während die Markscheide mehr oder weniger die oben beschriebenen Metamorphosen zeigt. Von Schiff ist zuerst beobachtet worden, dass solche gequetschte Nerven die Willensimpulse oder Reize, die oberhalb der Compressionsstelle einwirken, vollkommen normal zu den Muskeln leiten, während die Erregbarkeit für Reize, die unterhalb der gequetschten Stelle auf den Nerven einwirken, ausserordentlich vermindert ist. Schiff hat dies darauf bezogen, dass die Aufnahmsfähigkeit und die Leitungsfähigkeit von einander unabhängige Functionen der peripherischen Nerven seien. Es wäre aber doch wohl zunächst zu prüfen, ob nicht andere Momente, z. B. die Zunahme des galvanischen Leitungswiderstandes in dem degenerirenden Nervenstück, die Reizbarkeit durch elektrische Ströme herabsetzen, um so mehr als, wie Erb beobachtete, die Reizbarkeit für mechanische Erregungen erhalten bleibt **).

Da es sich hier nicht um die speciellen Functionen der einzelnen Nerven oder Muskeln, sondern um die allgemeinen Erscheinungen der Nerven- und Muskelthätigkeit handelt, so ziehen wir im folgenden nur die allgemeinen Nerven- und Muskelreize in Betracht. Die specifischen Sinnesreize werden in der Physiologie der Sinnesempfindungen, die automatischen Erregungen in der Physiologie der Centralorgane abgehandelt werden. Ferner werden wir vorwiegend diejenigen Nerven und Muskeln berücksichtigen, bei welchen der Uebertritt in den thätigen Zustand sich leicht durch äussere Kennzeichen verräth, auf die Untersuchung der secretorischen und Empfindungsnerven sowie der glatten Muskelfasern wird daher nur insoweit eingegangen, als es zur Feststellung etwaiger

---

*) Waller, comptes rend. t. 33, 34, 35. Schiff, Arch. f. phys. Heilk. 1852, Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems, 1855. Ranvier, compt. rend. t. 75, 76. Benecke, Virchow's Archiv Bd. 55. Samuel, die trophischen Nerven, 1860.

**) Schiff, Lehrb. der Physiol. Bd. 1, Zeitschr. für rat. Med., 1868. Erb, deutsches Archiv 1868.

Unterschiede von den Bewegungsnerven und von den quergestreiften Muskeln erforderlich ist. In allen andern Fällen dient der Bewegungsnerv mit dem ihm zugehörigen Muskel als Untersuchungsobject. Die Berechtigung, den letztern zu verallgemeinernden Schlüssen zu benützen, entnehmen wir aus der im Verlauf dieses Capitels näher zu begründenden Uebereinstimmung in den wesentlichen Functionen sämmtlicher Nerven- und Muskelfasern. Man bevorzugt den Bewegungsnerven und quergestreiften Muskel, weil eine Muskelzuckung nicht nur am leichtesten objectiv sich beobachten, sondern auch messen lässt und dadurch eine Messung der Reizbarkeit eines Nerven oder Muskels und der Wirksamkeit eines Reizes möglich macht, während es grosse Schwierigkeiten hat, die Intensität einer Empfindung quantitativ zu bestimmen, die Reflexbewegung aber ausser von der Beschaffenheit des zu untersuchenden Nerven oder Reizes auch von dem Zustand des Centralorgans abhängt, in welchem die Reflexübertragung stattfindet.

Zur qualitativen Untersuchung oder nur ungefähren quantitativen Schätzung der Reizbarkeit des Nerven benützt man gewöhnlich den sogenannten stromprüfenden Froschschenkel; es ist dies der Unterschenkel und Fuss des Frosches nebst dem damit zusammenhängenden Hüftnerven. Zu messenden Beobachtungen bedient man sich dagegen des s. g. Nervmuskelpräparats, d. h. des Wadenmuskels mit anhängendem Hüftnerven; man lässt den Muskel an seiner obern Insertion mit einem Stück Knochen, das man zur Fixation benützt, in Verbindung, unten hingegen befestigt man an der Sehne einen leichten einarmigen Hebel mit einem vorn befestigten Stifte, der die Zuckungen des Muskels vergrössert auf eine berusste Glasplatte oder auf den Cylinder des Kymographions aufschreibt. Zur Untersuchung der Reizbarkeit des Muskels ist wegen des parallelen Verlaufs seiner Fasern der von Kühne zuerst vorgeschlagene Musculus sartorius des Frosches am zweckmässigsten; auch von diesem Muskel kann man die Zuckungshöhen in ähnlicher Weise unmittelbar aufzeichnen lassen.

§. 97. Elektrische Reizung.

Nerv und Muskel verhalten sich gegen den elektrischen Strom wesentlich verschieden, je nachdem derselbe als constanter Strom oder in der Form einzelner elektrischer Schläge von sehr kurzer Dauer auf sie einwirkt.

1) Reizung durch den constanten Strom. Ihre Wirkung richtet sich theils nach der Beschaffenheit der reizbaren thierischen Theile, theils nach der Intensität des Stroms.

a) Beschaffenheit der reizbaren Theile. Der Bewegungsnerv reagirt in der Regel nur auf das Entstehen und Verschwinden oder auf rasche Schwankungen des constanten Stroms mit einer schnell verlaufenden Contraction des zugehörigen Muskels (Schliessungs- und Oeffnungszuckung); während seiner Dauer ist der Strom meistens ohne Wirkung, nur Ströme von einer gewissen mässigen Intensität erregen zuweilen tetanische Contraction. Auf die Empfindungsnerven wirkt der constante Strom bei seinem Entstehen und Verschwinden am stärksten, aber auch während seines Geschlossenseins erzeugt er eine Empfindung von geringerer Intensität. Ebenso ist der constante Strom auf die Mus-

keln bei der Schliessung und Oeffnung von vorwiegender Wirkung, während des Geschlossenseins der Kette bleibt der vom Strom durchflossene Muskel in schwächerer Zusammenziehung. Je mehr die in dem Muskel vorhandenen Nervenenden unwirksam geworden sind, um so weniger erhebt sich die Schliessungs- und Oeffnungszuckung des direct gereizten Muskels über die dauernde Contraction, und der Muskel allein, bei völliger Lähmung der in ihm enthaltenen Nerven, reagirt auf den constanten Strom nur durch eine constante Zusammenziehung.

Du Bois-Reymond abstrahirte aus den bis dahin über die elektrische Nervenerregung bekannten Thatsachen das oben formulirte allgemeine Gesetz der Nervenerregung. Ich habe zuerst beobachtet, dass dieses Gesetz für die directe Reizung des Muskels nicht gilt, indem derselbe bei allen Stromstärken eine dauernde Contraction zeigt. Dann hat Pflüger gefunden, dass der constante Strom bei einer gewissen mittleren Intensität häufig auch vom motorischen Nerven aus Tetanus des Muskels hervorbringt, und endlich haben meine Untersuchungen über den Verlauf der Erregung (s. §. 99) gezeigt, dass im Allgemeinen der durch den constanten Strom erzeugte Erregungsvorgang als ein dauernder aufzufassen ist, wobei jedoch meistens während des Geschlossenseins durch das Entgegenwirken hemmender Kräfte die Fortpflanzung der Erregung auf den Muskel gehindert ist. Hiernach darf das obige Gesetz nur als eine Zusammenfassung der unmittelbar zugänglichen äussern Erscheinungen, nicht aber etwa als ein Ausdruck für den wirklichen Ablauf der Erregungsvorgänge angesehen werden *).

Unter den früheren Physiologen seit Haller ist ein langer Streit über die Frage geführt worden, ob die Muskeln selbständig reizbar (irritabel) seien, oder ob ihre Contractionen nur durch Erregung der Muskelnerven ausgelöst werden könnten. Erwiesen wird die Irritabilität der Muskeln durch die von mir beobachtete dauernde Contraction bei directer Reizung durch constante Ströme und das relative Anwachsen derselben bei allen die Erregbarkeit der Nerven herabsetzenden oder zerstörenden Einwirkungen, sowie durch den langsameren Verlauf der Erregungsvorgänge in dem Muskel gegenüber der Nervenfaser (s. §. 99). Als weitere Beweise hat man angeführt: 1) die Reizbarkeit der Muskeln nach der Curarevergiftung, wobei die Nerven gelähmt sind (Bernard), und 2) die Reizbarkeit von Muskeln, deren Nerven vor längerer Zeit durchschnitten wurden und dadurch degenerirten (Bidder). Diese letzteren Beweisgründe unterliegen aber dem Einwand, es könnten möglicher Weise die letzten Nervenenden im Muskel trotz Vergiftung und Degeneration intact geblieben sein **).

b) Intensität des Stroms. Sie ist von Einfluss auf den Erfolg 1) der Schliessung und Oeffnung der Kette und 2) des dauernden Geschlossenseins derselben.

Die über die Wirkung der Schliessung und Oeffnung der

---

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen, Bd. 1. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, Archiv f. Anatomie u. Physiol., 1859, Untersuch. zur Mechanik der Nerven, 1871.

**) Bernard, leçons sur les propriétés des tissus vivants, 1866. Bidder, Archiv f. Anat. u. Phys. 1865.

Kette bekannten Thatsachen pflegt man in ihrer Anwendung auf den Bewegungsnerven und Muskel unter der Bezeichnung des Zuckungsgesetzes zusammenzufassen. Das Zuckungsgesetz für verschiedene Stärke der Ströme besteht darin, dass sich mit der Zunahme der Stromstärke die Reizwirkung der Schliessung und der Oeffnung in gesetzmässiger Weise verändert. Dabei ist diese Veränderung zugleich abhängig von der Richtung, welche der Strom im Nerven hat. Man nennt, um diese Richtung kurz zu bezeichnen, einen Strom, welcher von einem centraleren zu einem peripherischeren Nervenquerschnitt gerichtet ist, einen absteigenden, und umgekehrt einen Strom, welcher von einem peripherischeren zu einem centraleren Nervenquerschnitt gerichtet ist, einen aufsteigenden Strom. Beim absteigenden Strom ist also das dem Muskel nähere Nervenstück im Katelektrotonus, das ihm entferntere im Anelektrotonus, beim aufsteigenden Strom ist das nähere im Anelektrotonus, das entferntere im Katelektrotonus. Die Grunderscheinungen des Zuckungsgesetzes werden nun durch das nachfolgende Schema dargestellt.

	Aufsteigender Strom.		Absteigender Strom.	
1) Schwacher Strom	Schliessung:	Zuckung	Schliessung:	Zuckung
	Oeffnung:	Ruhe	Oeffnung:	Ruhe
2) Mittelstarker Strom	Schliessung:	Zuckung	Schliessung:	Zuckung
	Oeffnung:	Zuckung	Oeffnung:	Zuckung
3) Starker Strom	Schliessung:	Ruhe	Schliessung:	Zuckung
	Oeffnung:	Zuckung	Oeffnung:	Ruhe
4) Stärkster Strom	Schliessung:	Ruhe	Schliessung:	Ruhe
	Oeffnung:	Zuckung	Oeffnung:	Zuckung

Die Reihenfolge, in welcher, wenn man mit den schwächsten Strömen, welche noch gar keine Zuckung erregen, anfängt und dann allmälig den Strom verstärkt, die Zuckungen erscheinen, ist hierbei folgende: 1) absteigende, 2) aufsteigende Schliessungszuckung, 3) absteigende, 4) aufsteigende Oeffnungszuckung. Damit ist das mittlere Stadium (Zuckung in allen vier Acten) erreicht, worauf bei weiterer Stromverstärkung zuerst die aufsteigende Schliessungszuckung wegbleibt, dann die absteigende Oeffnungszuckung wieder erscheint (Zwischenstadium zwischen 3 und 4) und endlich die absteigende Schliessungszuckung verschwindet, womit die vierte Stufe, als der gerade Gegensatz zur ersten, hergestellt ist. — In den älteren Beobachtungen Ritter's, Nobili's u. A. über das Zuckungsgesetz wurde stets die Abhängigkeit der Zuckungen von der Stromstärke mit den durch das Absterben bewirkten Erscheinungen (s. §. 100) vermengt. Heidenhain und Pflüger hatten dasselbe zuerst rein als Function der Stromstärke darzustellen versucht, dabei aber den Einfluss der verschiedenen Reizbarkeit des Nerven an den verschiedenen Stellen seiner Länge (s. §. 99) noch mit in das Gesetz aufgenommen und sich ausserdem der stärksten Ströme zur Reizung nicht bedient. Nach dem Pflüger'schen Zuckungsgesetz tritt desshalb statt der absteigenden die aufsteigende Schliessungszuckung zuerst auf, und die obige 3. erscheint bereits als letzte Stufe desselben. Dass das Zuckungsgesetz rein als Function der

Stromstärke aufgefasst die obige Form hat, ist von mir zuerst gezeigt worden. Ueber die Erklärung des Zuckungsgesetzes siehe §. 99.

Die Empfindungsnerven verhalten sich vollkommen wie die Bewegungsnerven. Da aber hier umgekehrt das centrale Nervenende dem die Empfindung percipirenden Organ näher liegt als das peripherische, so nimmt auch das Gesetz der elektrischen Empfindungen einen dem Zuckungsgesetz entgegengesetzten Ausdruck an: bei schwachen Strömen ist nur eine Schliessungsempfindung, bei starken Strömen nur eine Oeffnungsempfindung beim absteigenden Strom vorhanden, während umgekehrt beim aufsteigenden Strom die Schliessungsempfindung mit wachsender Stromstärke zu- und die Oeffnungsempfindung abnimmt (Pflüger). Die während des Geschlossenseins der Kette andauernde Empfindung wächst mit der Intensität des Stroms. Das Zuckungsgesetz des Muskels gleicht dem Zuckungsgesetz des Nerven, vorausgesetzt, dass man denselben unter den gleichen Bedingungen untersucht, dass man also

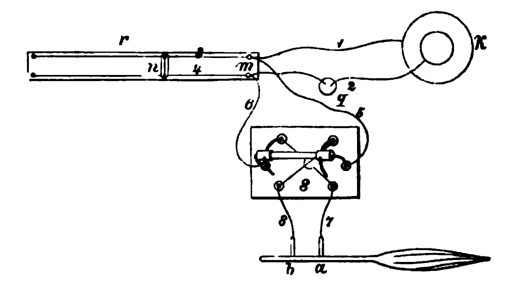


Fig. 93. Versuchsanordnung bei elektrischen Reizversuchen.

den direct erregten von dem die Erregung durch seine Zuckung anzeigenden Theile trennt. Reizung des oberen Theils eines Muskels bewirkt in dem untern Theile desselben bei mittelstarken Strömen Schliessungs- und Oeffnungszuckung, bei starkem aufsteigendem Strom bleibt die Schliessungszuckung, bei starkem absteigendem Strom die Oeffnungszuckung aus (Bezold). Im Allgemeinen beginnt hierbei die Contraction bei der Schliessung des Stroms an der negativen, bei der Oeffnung an der positiven Elektrode (Engelmann). Wird der ganze Muskel in den Stromeskreis eingeschaltet, so ist ausnahmslos bei Strömen beider Richtungen die Schliessungszuckung die vorwiegende; die dauernde Zusammenziehung ist am stärksten bei aufsteigendem Strome (Wundt).

Zur Untersuchung der elektrischen Reizungsgesetze bedient man sich einer Vorrichtung, die eine Abstufung des constanten Stromes in ziemlich weiten Grenzen, sowie einen beliebigen Wechsel der Stromesrichtung im Nerven möglich macht (Fig. 93). Die constante Kette k (eine Grove'sche, Daniell'sche oder Bunsen'sche Kette) ist durch die Drähte 1 und 2 mit dem Rheochord r verbunden, 2 ist durch das Quecksilbernäpfchen q unterbrochen. Der Rheochord besteht aus zwei gespannten Platindrähten 3 und 4, deren jeder ein verschiebbares Quecksilbernäpfchen n durchbohrt, welches die beiden Drähte in leitende Verbindung bringt. Die Platindrähte sind bei m durch Metallklemmen sowohl mit den Drähten 1 und 2 als mit den Drähten 5 und 6 verbunden. Die

Drähte 5 und 6 endlich stehen durch den Stromwender s mit den Drähten 7 und 8 in solcher Verbindung, dass je nach der Stellung des Stromwenders entweder (wie in der Fig.) 6 mit 7 und 5 mit 8 oder umgekehrt 6 mit 8 und 5 mit 7 verbunden ist; im einen Fall geht der Strom im Nerven aufsteigend, von a nach b, im andern Fall absteigend, von b nach a. Die Intensität des Stromes im Nerven ist um so grösser, je weiter das Näpfchen n von m entfernt ist. Da nämlich der Rheochord als Nebenschliessung zu dem den Nerven enthaltenden Stromeskreis (1, 5, 7, 8, 6, 2) eingeschaltet ist, so muss die Intensität im letzteren um so grösser sein, je geringer die Intensität des Stromes in der Nebenschliessung ist: in dieser nimmt sie ab mit der eingeschalteten Drahtlänge, d. h. mit der Grösse des eingeschalteten Widerstandes: bei m theilt sich der Strom, je weniger von ihm durch 3 und 4 kann, um so mehr muss durch 5, 6 u. s. w. gehen. Der Versuch wird nun so angestellt, dass man, während bei q geöffnet ist, zuerst die Näpfchen n ganz nahe an m heranschiebt. Hierauf schliesst man den Strom in dem Quecksilbernäpfchen q und öffnet kurz darauf wieder, dies wird nach Umlegen des Stromwenders für die andere Stromesrichtung wiederholt; allmälig schiebt man dann n in immer grössere Entfernung, indem man jedesmal die Schliessungen und Oeffnungen für die zwei Stromesrichtungen ausführt. Die Drähte 7 und 8 dürfen bei diesen Versuchen nicht direct, sondern erst mittelst unpolarisirbarer Elektroden an den Nerven angelegt werden. Man stellt solche unpolarisirbare Elektroden her, indem man die Leitungsdrähte mit Platten von amalgamirtem Zink verbindet, welche in mit Zinkvitriollösung gefüllte Glasröhren führen; am andern Ende sind die letztern mit Thonpfröpfen verschlossen, die mit verdünnter (0,6 proc.) Kochsalzlösung durchtränkt sind, und auf diese wird dann der Nerv gelegt *).

2) Reizung durch elektrische Ströme von kurzer Dauer.

a) Instantane Reizung. Instantan nennen wir jeden Reiz, dessen Dauer so kurz ist, dass sie gegen die Dauer des Erregungsvorganges verschwindet. Die instantane elektrische Reizung kann entweder durch ein schnelles Entstehen und Wiederverschwinden des constanten Stroms oder durch einen inducirten Strom hervorgerufen werden. Die Zuckungen sind hierbei abhängig: 1) Von der Intensität des Stroms: lässt man einen Stromstoss, dessen Dauer und Verlauf ungeändert bleibt, allmälig von null an wachsen, so wird zunächst eine Miniminalgrenze der Stromstärke erreicht, bei welcher überhaupt erst Zuckung eintritt, diese wächst dann proportional dem Wachsthum der Stromintensität bis zu einer Maximalgrenze, von welcher an sie constant bleibt, wenn auch der Strom noch weiter an Intensität zunimmt (Zuckungsmaximum). Bei fortan wachsender Stromstärke kann aber ein Punkt erreicht werden, wo die Zuckung

*) Heidenhain, Archiv f. physiol. Heilkunde, n. F. Bd. 1. Wundt, ebend. Bd. 2. Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, 1859, und de sensu electrico, Bonn 1860. v. Bezold, Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven u. Muskeln, 1861. Engelmann, Pflüger's Archiv, 1869 u. 70. Wundt, Unters. zur Mechanik etc. 1871. Vgl. ausserdem die Geschichte des Zuckungsgesetzes bei du Bois-Reymond, Bd. 1.

plötzlich wieder ab- oder abermals zunimmt; der Eintritt solcher Wendepunkte ist gleichzeitig von der Dauer und Richtung des Stromstosses abhängig (s. 3). 2) Von der *Schnelligkeit*, mit welcher der Strom entsteht: die Gesetzmässigkeit dieses Verhältnisses ist noch nicht näher erforscht, nur im Allgemeinen lässt sich angeben, dass mit der Steilheit des Ansteigens die erregende Wirkung zunimmt. 3) Von der *Dauer des Stromstosses*. Für jede Stromstärke gibt es eine minimale Dauer, bei welcher der Strom noch keine Erregung bewirkt. Ueber diese Minimalgrenze hinaus wächst dann die Erregung schnell und erreicht bei einer immer noch sehr kleinen Zeitdauer eine Maximalgrenze, von der an sie bei weiterer Vergrösserung der Stromesdauer wieder sinkt; bei absteigender Stromesrichtung wird dieser Wendepunkt erst bei einer längeren Stromesdauer erreicht als bei aufsteigender; bei letzterer kommt man aber schliesslich bei einem zweiten Wendepunkt an, von welchem aus mit weiterer Verlängerung des Stromstosses die Zuckung wieder zunimmt. Hierbei ist stets innerhalb engerer Grenzen eine bestimmte Vergrösserung der Stromintensität einer bestimmten Verlängerung der Stromesdauer äquivalent, indem die Wirkung, welche eine Stromverlängerung von gewisser Grösse hat, durch eine Stromverstärkung von bestimmter Grösse bei gleich erhaltener Stromesdauer ersetzt werden kann. Das *Zuckungsgesetz für Stromstösse* lässt sich demnach in seiner doppelten Abhängigkeit von Stärke und Dauer des Stromstosses durch folgendes Schema darstellen:

	Aufsteigend.	Absteigend.	
1) Schwache Ströme	Zunahme	Zunahme	der Zuckung mit
2) Mittelstarke Ströme	Abnahme	Zunahme	Stärke und Dauer
3) Starke Ströme	Wiederzunahme	Abnahme	des Stromstosses.

Die ganze Abhängigkeit der Zuckungsgrösse von der Dauer des Stromstosses lässt sich am vollständigsten übersehen, wenn man die Dauer eines *starken* Stroms von constant erhaltener Intensität variirt. Dann wird für den aufsteigenden Strom die Abhängigkeit von den als Abscissen angenommenen Zeitgrössen der Stromesdauer durch die Curve a b e g, für den absteigenden Strom durch die Curve a c d f dargestellt (Fig. 94). Zunächst kommt eine Zeitgrösse, innerhalb deren der Strom noch keine Zuckung bewirkte (a b, a c), sie ist für den aufsteigenden Strom etwas grösser als für den absteigenden, dann wächst die Wirkung annähernd proportional der Zeit bis zu einem Maximum, um hierauf wieder abzunehmen; nur der aufsteigende Strom zeigt einen zweiten Wendepunkt (m), letzterer erreicht zuweilen die Abscissenlinie, d. h. innerhalb eines gewissen Umfangs der Stärke und Dauer der Ströme wird die Zuckung zum zweiten Mal null. Wählt man schwächere Stromstösse, so erhält man nur einen Theil der Curve Fig. 94, die Zeiträume a b, a c sind dann im Allgemeinen grösser, die Maxima e, d minder hoch, aber die späteren Wendepunkte der Curven fallen hinweg oder sind sehr wenig ausgeprägt.

Von *Fick* ist zuerst die Thatsache festgestellt worden, dass bei jeder Stromstärke eine gewisse Dauer des Stromstosses erforderlich ist, wenn überhaupt Muskelzuckung eintreten soll, und dass sodann bis zum ersten Zuckungsmaximum

die Höhe der Zuckung annähernd der Intensität des Stromstosses proportional wächst, wenn die Dauer desselben constant erhalten wird. Dass jenseits des ersten Maximums weitere Wendepunkte der Abnahme oder Wiederzunahme der Zuckungen liegen, wurde schon von Fick und Meyer sowie von Lamansky bemerkt. Ich habe dann den Gang dieser Abhängigkeit von der Stärke und Dauer der Ströme als Zuckungsgesetz für Stromstösse näher formulirt und die Erklärung dieses Gesetzes gegeben. Ueber letztere vgl. §. 99 *).

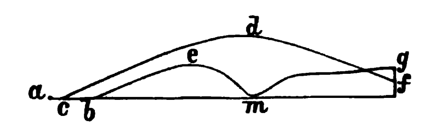


Fig. 94. Abhängigkeit der Zuckung von der Dauer des Stromstosses.

b) Reizung durch schnell sich folgende Stromstösse. Diese Art der Reizung stellt sich als eine Summirung instantaner Reizungen dar. Folgen bloss wenige Stromstösse auf einander, so wird die Zuckung höher und länger, als sie unter der Wirkung eines einzelnen Stromstosses von gleicher Stärke geworden wäre. Folgen sich die Stromstösse eine längere Dauer hindurch in gleichen Zeitzwischenräumen, deren Grösse aber klein ist im Vergleich zur Zeitdauer der Zuckung, so verharrt der Muskel in einer dauernden Zusammenziehung, wobei er tönende Schwingungen ausführt. Die Zahl der Schwingungen entspricht hierbei der Zahl der erregenden Stromstösse (Helmholtz). Bei einer gewissen Geschwindigkeit der letzteren (beim Kaninchen bei 300 Reizen in der Sec.) nimmt aber die Intensität des Tones ab, und bei einer bestimmten Maximalgrenze (von etwa 1000) entspricht der Muskelton nicht mehr der Oscillationsgeschwindigkeit des Reizes, sondern der unteren Quinte oder Octave (Bernstein) **).

Vorrichtungen zur instantanen und tetanisirenden elektrischen Reizung. In der Regel bedient man sich der Inductionsapparate. Der für physiologische Zwecke meistens benützte Magnetelektromotor nach du Bois-Reymond besteht aus der primären mit Eisendrähten gefüllten Inductionsspirale I (Fig. 95) und aus der secundären Inductionsspirale II, die auf dem Schlitten S gegen die erste verschoben werden kann. Die Enden der secundären Spirale gehen in die Metallklemmen m aus, in welche die zu den thierischen Theilen geleiteten Drähte d eingeschraubt werden können. Der Strom der Kette tritt bei k ein, geht in die Feder f, die in ihrer Mitte ein Platinplättchen trägt, und dann durch eine auf dem letzteren ruhende,

*) Fick, über elektr. Nervenreizung, 1869, Würzb. Verh. 1871. Lamansky, Studien des Bresl. Instit. 4. Brücke, Wiener Sitzungsber. 1868. Wundt, Mechanik der Nerven, 1.

**) Helmholtz, Berliner Monatsber. 1864. Bernstein, Pflüger's Archiv Bd. 11.

an der Schraube s befindliche Platinspitze in die Inductionsrolle I. Nach dem Austritt aus der letzteren geht der Strom durch einen um das hufeisenförmige Eisen h gewundenen Draht und geht bei z wieder zur Kette zurück. Will man sehr schnell auf einander folgende Inductionsschläge benützen, so wird die Schraube s so eingestellt, dass die stählerne Feder f in Schwingungen gerathen kann, wobei sich das auf derselben befindliche Platinplättchen abwechselnd von der Platinspitze entfernt und an sie anlegt, so dass der Strom in der Spirale I abwechselnd unterbrochen und wieder geschlossen wird. Die Feder muss aber bei dieser Einstellung der Platinspitze alsbald nach Schliessung des Stroms in Schwingungen gerathen, weil das Hufeisen h durch den es umkreisenden Strom magnetisch wird und die Feder anzieht. Dadurch wird f von s entfernt, der Strom unterbrochen, und das Hufeisen verliert seinen Magnetismus. Hiermit legt sich aber auch f wieder an s an, der Strom wird geschlossen, das Eisen magnetisch, u. s. f. Bei jedem Entstehen eines Stroms in der Spirale I entsteht nun nach dem Induc-

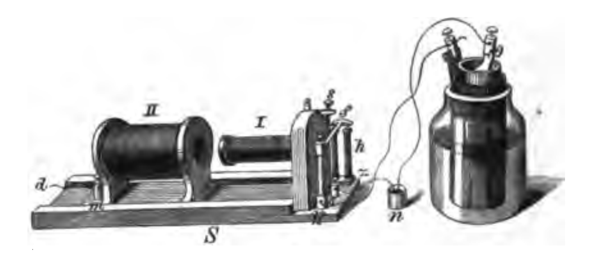


Fig. 95. Inductionsapparat nach du Bois-Reymond.

tionsgesetz ein entgegengesetzt gerichteter in II, bei jedem Verschwinden eines Stroms in I entsteht ein dem verschwindenden gleichgerichteter in II. In beiden Fällen ist der in II entstehende Strom von sehr kurzer, fast momentaner Dauer. Die Stärke dieses Inductionsschlages ist, ausser von der Beschaffenheit der beiden Spiralen, von der Intensität des constanten Stroms der Kette und von der Geschwindigkeit, mit welcher derselbe in der primären Spirale entsteht oder verschwindet, abhängig. Aus diesem Grund ist auch der bei der Schliessung des Stroms entstehende Inductionsschlag beträchtlich schwächer als der bei der Oeffnung des nämlichen Stroms entstehende. Der Strom bedarf nämlich einer gewissen Zeit, bis er in der primären Spirale auf seine constante Höhe angewachsen ist, wird er aber unterbrochen, so verschwindet er auf allen Punkten der Spirale gleichzeitig, sinkt also plötzlich von seiner constanten Höhe auf Null herab. Diese Ungleichheit der Schliessungs- und Oeffnungsschläge wird nahezu vermieden, wenn man an dem Apparat eine solche Vorrichtung anbringt, dass der Strom nie vollkommen in der primären Spirale verschwindet, sondern nur durch abwechselndes Schliessen und Oeffnen einer Nebenschliessung von viel kleinerem Widerstand abwechselnd geschwächt und verstärkt wird. Helmholtz hat nach diesem Princip den Apparat von du Bois modificirt*). — Will man nur vereinzelte Inductionsschläge auf die thierischen Theile einwirken lassen, so schraubt man an dem Apparat die Spitze s so tief herab, dass die Feder feststeht und

*) Du Bois-Reymond, Berliner Monatsber. 1862.

unterbricht einen der Drähte, die von der Kette zur Spirale gehen, durch ein Quecksilbernäpfchen n oder durch einen andern Metallcontact. Durch Schliessen und Oeffnen des Stroms lassen sich nun beliebig Schliessungs- und Oeffnungsinductionsschläge erhalten.

Für die Untersuchung des Einflusses der Dauer des Stromstosses auf die Erregung ist jedoch der Inductionsapparat wegen der sehr kurzen Dauer aller Inductionsströme nicht zu gebrauchen. Man bedient sich daher des constanten Stromes, dem sich ebenfalls eine sehr kurze, übrigens beliebige Dauer geben lässt, wenn durch die rasch auf einander folgende Herstellung und Wiederaufhebung eines Metallcontacts der Strom geschlossen und eine messbare Zeit nach erfolgtem Schlusse wieder unterbrochen wird. Ich habe zu diesem Zwecke die Schliessung und Wiederunterbrechung des constanten Stroms durch das unten zu beschreibende Pendelmyographion vornehmen lassen, auf welches gleichzeitig der Muskel seine Zuckung aufzeichnete (s. §. 99). Auch zur tetanisirenden Wirkung kann man die Stromstösse eines constanten Stroms benützen. Hierzu dient das Unterbrechungsrad, ein mit Metallzähnen versehenes Rad, das bei seiner Umdrehung in rascher Folge einen Metallcontact schliesst und wieder öffnet.

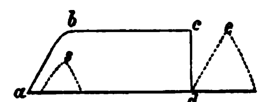


Fig. 96. Abhängigkeit der Zuckung von der Schnelligkeit der Stromesschwankung.

Bei der Reizung durch den constanten Strom kommt nur die Intensität und nicht die Zeitdauer des Ansteigens in Betracht, weil die letztere in der Leitung des constanten Stroms verschwindend klein, also beim Schliessen der Strom so gut wie momentan in der ganzen Leitung vorhanden ist. Bis dagegen der Strom in dem Draht einer Inductionsrolle bis zu seiner vollen Grösse ansteigt, dazu bedarf es einer gewissen Zeit, und die Wirkung auf die secundäre Spirale nimmt ab, wenn diese Zeit zunimmt. Da für das Verhältniss der Nervenerregung zum Ansteigen des Reizes ein ähnlicher Zusammenhang besteht (s. oben 2a), so ist die Nervenerregung der Inductionswirkung analog. Man kann diese Analogie auch mittelst constanter Ströme nachweisen. Bringt man nämlich einen Nerven oder Muskel sehr allmälig in die constante Kette, indem man etwa in Fig. 93 die Näpfchen n des Rheochords ganz langsam von m entfernt, so kann man den constanten Strom bis zu einer beträchtlichen Grösse anwachsen lassen, ohne dass eine Zuckung entsteht. Der Nerv verhält sich in diesem Fall ähnlich wie eine secundäre Spirale, die man allmälig einer primären, durch welche ein constanter Strom geschlossen ist, annähert, wo auch keine Inductionswirkung erfolgt, während eine solche auftritt, sobald man sehr rasch die secundäre der primären Spirale nahe bringt. Durch die Fig. 96 wird dieses Beispiel näher erläutert. Denken wir uns, ein constanter Strom werde allmälig verstärkt, so dass sein Ansteigen durch die Linie a b ausgedrückt ist, er werde aber, nachdem er einige Zeit angedauert hat, plötzlich unterbrochen, so dass sein Aufhören durch die steil herabfallende Linie c d versinnlicht wird: es tritt dann im Nerven eine sehr schwache Schliessungszuckung s und eine stärkere Oeffnungszuckung e ein. Dies ist nun im Wesentlichen der nämliche Fall, der immer in Bezug auf Schliessungs- und Oeffnungswirkung zwischen einer primären und einer secundären Inductionsspirale besteht. In jeder Spirale wächst ein Strom, der durch sie geschlossen wird, allmälig, während er beim Unterbrechen plötzlich ver-

schwindet: dort entsteht eine Inductionswirkung von der Grösse s, hier eine solche von der Grösse e, in beiden Fällen entspricht die durch Reizung des Nerven erregte Zuckung dieser Inductionswirkung. Die Zuckungen durch Oeffnungsinduction sind daher beträchtlich stärker als die Zuckungen durch Schliessungsinduction, wenn der inducirende Strom die gleiche Intensität besitzt.

Mit den allgemeinen Gesetzen der Inductionswirkung hängen die sogenannten unipolaren Inductionswirkungen zusammen. Wenn in der primären Spirale einer Inductionsvorrichtung mit grosser Geschwindigkeit ein Strom entsteht oder verschwindet, so macht die in der secundären Spirale eintretende elektrische Vertheilung nicht bloss erst dann sich geltend, wenn die beiden Enden der Spirale leitend verbunden sind, sondern schon, wenn bloss ein Ende derselben ableitend berührt wird. Man kann daher aus sehr starken Inductionsvorrichtungen Funken ziehen wie aus einer Elektrisirmaschine, und ein reizbarer Nerv oder Muskel reagirt auf diese Wirkung schon, wenn sie verhältnissmässig ziemlich schwach ist, so dass die unipolaren Inductionszuckungen zu den empfindlichsten Prüfungsmitteln für unipolare Wirkungen gehören. Diese unipolaren Zuckungen treten vorwiegend bei Oeffnungsinductionsschlägen ein, bei Schliessungsinductionsschlägen fehlen sie gewöhnlich wegen des langsameren Ansteigens, namentlich wenn die primäre Spirale aus vielen dicht gedrängten Windungen besteht, die, indem sie auf einander inducirend wirken und dadurch einen dem primären entgegengesetzten Strom erzeugen, das Ansteigen des Stroms in der Spirale verlangsamen. Das Eintreten der unipolaren Zuckungen wird begünstigt durch ableitendes Berühren des Nerven oder Muskels und des andern Endes der Spirale. Man vermeidet daher diese Zuckungen durch vorsichtiges Isoliren der thierischen Theile. Doch hilft dies nur, so lange die unipolare Wirkung nicht sehr bedeutend ist. Die unipolaren Inductionszuckungen sind in allen Fällen störend, wo es sich um eine genaue Beschränkung und Abmessung der Reize handelt, denn sobald eine unipolare Wirkung auftritt, ist natürlich die Reizung nicht mehr auf die zwischen die Elektroden der Inductionsspirale eingeschlossene Nervenstrecke beschränkt, und sie ist in ihrer Intensität nicht bloss von der Grösse der Inductionswirkung, sondern auch von der Grösse der Ableitung abhängig *).

§. 98. Mechanische, thermische und chemische Reizung.

1) Mechanische Reizung. Die Wirkung der mechanischen Reizung ist, ähnlich derjenigen der elektrischen Reizung, abhängig von der Intensität des Reizes und von der Geschwindigkeit, mit welcher derselbe einwirkt. Ein auf den Nerven oder Muskel ausgeübter Druck kann, wenn er sehr allmälig sich steigert, bis zur völligen Zermalmung des Gewebes gehen, ohne dass Zuckung entsteht. Ein auf den Bewegungsnerven rasch einwirkender einmaliger mechanischer Reiz erzeugt gewöhnlich eine einmalige Zuckung. Nur bei sehr erhöhter Reizbarkeit kann es vorkommen, dass ein solcher Reiz einen länger dauernden Tetanus zur Folge hat.

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen Bd. 1, Berliner Monatsber. 1862. Helmholtz, Poggendorff's Annalen, Bd. 83. Wundt, med. Physik, 6. Abschn. Cap. X.

Folgen dagegen die eine Nervenstelle treffenden mechanischen Reize sehr rasch aufeinander, so tritt regelmässig eine tetanische Zusammenziehung ein.

Die Wirkung mechanischer Reize auf den Muskel unterscheidet sich dadurch, dass sie nicht bloss eine von der gereizten Stelle sich fortpflanzende Zuckung, sondern ausserdem eine dauernde Contraction der gereizten Strecke selbst erzeugt. Die letztere entsteht ziemlich langsam und gleicht nur allmälig wieder sich aus. Die Muskeln zeigen gewöhnlich noch längere Zeit nach dem Tode diese Contraction (Schiff's »idiomuskuläre Contraction«), die Dauer derselben ist an absterbenden Muskeln immer beträchtlich verlängert.

Einen Tetanus vom Nerven aus durch schnell auf einander folgende mechanische Reize erzeugt man mittelst des Heidenhain'schen mechanischen Tetanomotors. An diesem Instrument wird, ähnlich wie an dem du Bois'-schen Magnetelektromotor, ein Hämmerchen in Bewegung gesetzt, das, indem es abwechselnd einen Strom schliesst und öffnet, durch Magnetisiren und Entmagnetisiren eines Eisenstäbchens seine eigene Bewegung unterhält. Das Hämmerchen besteht aus Elfenbein und fällt auf den auf einem metallenen Ambos liegenden Nerven. Man kann auf diese Weise einen gleichmässigen Tetanus von etwa 2 Minuten Dauer erzielen, nach dessen Ablauf der Nerv durch die Misshandlung an der betreffenden Stelle seine Reizbarkeit verloren hat.

Die idiomuskuläre Contraction zeigt sich am deutlichsten, wenn man mit einem Messerrücken quer über den Muskel hinstreicht, rechtwinkelig zu seinem Faserverlauf. Es tritt dann zunächst eine über den ganzen Muskel sich verbreitende Zuckung auf, nach deren Ablauf die direct gereizte Stelle in Form eines Querwulstes sich erhebt, der längere Zeit stehen bleibt. Auch am Muskel des lebenden Menschen lässt sich diese Contraction hervorrufen, wenn man mit einer stumpfen Kante auf denselben senkrecht zum Faserverlauf schlägt *).

2) Thermische Reizung. Der rasche Uebergang zu hohen oder niedrigen Temperaturen wirkt zuckungerregend auf Nerv und Muskel. Für den Froschnerven liegen die Grenzen der zuckungerregenden Wirkung nach Eckhard einerseits bei 56 bis 75° C., anderseits bei — 5° C. Zuweilen tritt statt einer einzelnen Zuckung, namentlich bei den höheren Temperaturgraden, ein länger dauernder Tetanus ein. Immer verliert der Nerv bei diesen zuckungerregenden Temperaturgraden sehr rasch seine Erregbarkeit. Bei etwas bedeutenderer Temperaturveränderung, z. B. bei Erwärmung über 75° C., stirbt der Nerv sogar momentan ab **).

3) Chemische Reizung. Eine grosse Zahl chemischer Stoffe wirkt durch die chemische Veränderung, die sie am Bewegungsnerven oder Muskel hervorbringt, zuckungerregend. Allgemeines Gesetz der chemischen Reizung ist, dass die Mischungsänderung, welche der chemische Stoff bewirkt, mit

---

*) Heidenhain, physiologische Studien, 1856. Schiff, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 1, Moleschott's Untersuchungen, Bd. 1. Auerbach, Abhandl. der schles. Gesellschaft 1861.

**) Eckhard, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 10. Harless, ebend. 3. R. Bd. 8.

einer gewissen Geschwindigkeit vor sich gehen muss, während die bedeutendsten chemischen Eingriffe, falls sie nur sehr allmälig erfolgen, vorübergehen, ohne als Reize zu wirken, wobei sie aber die Erregbarkeit bald erhöhen, bald vermindern können (vgl. §. 100).

Unter den reizenden Stoffen sind vorzüglich zu nennen: die fixen Alkalien, die Mineralsäuren, Essigsäure, Oxalsäure, Weinsäure, Milchsäure, Alkohol, Aether, Kreosot, die neutralen Alkalisalze (wie Kochsalz, schwefel- und kohlensaure Alkalien u. s. w.), die schweren Metallsalze in hohen Concentrationsgraden, endlich gewisse indifferente Stoffe in concentrirten Lösungen, wie Zucker, Harnstoff, Glycerin. Viele dieser Stoffe wirken durch die Wasserentziehung, wie die zuletzt genannten Substanzen und die Alkalisalze, vielleicht auch manche schwere Metallsalze. Die so erzeugten Zuckungen gleichen denjenigen, die man erhält, wenn der Nerv an der Luft rasch eintrocknet: meistens wiederholen sich die Zuckungen oft nacheinander oder setzen sich sogar zu einem Tetanus zusammen; durch Wasserzufuhr kann dieser Tetanus unterbrochen werden, und oft bleiben dann die thierischen Theile noch erregbar. Dagegen wirken die Alkalien, Säuren und die meisten schweren Metallsalze offenbar durch eine tiefer greifende chemische Alteration als Reize; hier bleiben daher auch in den meisten Fällen die thierischen Theile für immer unerregbar zurück, indem sie entweder momentan oder in sehr kurzer Zeit absterben. Ein wesentlicher Unterschied in Bezug auf die Fähigkeit durch chemische Reize erregt zu werden existirt nicht zwischen Nerv und Muskel. Es ist kein Nervenreiz aufgefunden, der nicht auch unter Umständen auf die Muskelsubstanz direct zu wirken vermöchte, und umgekehrt; nur in den Concentrationsgraden, in welchen der eine oder andere Reiz hier oder dort wirksam ist, existiren einige Differenzen. Hierdurch sowie durch die Inconstanz der chemischen Reizwirkung überhaupt scheinen alle Widersprüche bedingt zu sein, die sich in dieser Beziehung zwischen einzelnen Beobachtern finden.

Eckhard glaubte für die thermische und chemische Reizung das Gesetz aussprechen zu dürfen, dass nur solche Stoffe zuckungerregend wirken, welche den momentanen Tod des Nerven herbeiführen. Dieser Satz gilt aber nicht einmal für die sehr zerstörenden Reize, wie die Alkalien und Mineralsäuren, und noch weniger für die durch blosse Wasserentziehung wirkenden, wie die Salze und indifferenten Stoffe. Ebenso kann man durch Temperaturveränderung einerseits Zuckungen erhalten, ohne dass die gereizte Stelle abstirbt, anderseits aber auch den Nerven abtödten, ohne dass Zuckung eintritt, wenn nur die Temperaturveränderung hinreichend langsam geschieht. Es ist hiernach wahrscheinlich auch für die thermische und chemische Reizung das ähnliche Gesetz wie für die elektrische gültig, dass die Molecularänderung, die der Nerv erfährt, mit einer gewissen Geschwindigkeit vor sich gehen muss. Die Reizwirkung der schweren Metallsalze, die, wie ich gemeinsam mit Schelske fand, bei manchen sehr bedeutend ist, war früher übersehen worden, weil sie gewöhnlich erst ziemlich spät eintritt. Das destillirte Wasser wirkt nach v. Wittich, wenn man es in die Gefässe injicirt, zuckungerregend. Die feinsten Nervenzweige und die Muskeln

selbst scheinen also durch das Wasser leichter erregt zu werden als die Nervenstämme, von denen man durch Wasser nur selten Zuckungen erhält. Auffallend unterscheidet sich das Ammoniak von den fixen Alkalien, da die letzteren zu den sichersten Reizmitteln gehören, während das Ammoniak nur sehr selten als Reiz wirkt *).

§. 99. Zeitlicher Verlauf und Fortpflanzung der Erregungsvorgänge.

Ueber den Verlauf und die Fortpflanzung der Erregungsvorgänge in der Nerven- und Muskelfaser lässt sich auf doppeltem Wege Aufschluss gewinnen: entweder 1) mittelst der Muskelzuckung, welche der die Erregung bewirkende Reiz zur Folge hat, oder 2) indem man das Verhalten des Nerven und Muskels gegen einen zweiten Reiz von gegebener Grösse prüft, den man successiv in den verschiedenen Stadien des Erregungsvorganges einwirken lässt. Im ersten Fall ist es also der Eintritt und Verlauf der Zuckung, im zweiten die Erregbarkeit während der Erregung, wodurch man den Ablauf der Vorgänge in den Nerven und

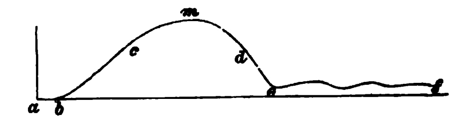


Fig. 97. Zeitlicher Verlauf der Muskelzuckung.

Muskeln zu ermitteln sucht. Beide Untersuchungen ergänzen sich, namentlich aber ist erst die zweite im Stande die Mechanik der Vorgänge, als deren zusammengesetztes Resultat die Zuckung erscheint, genauer zu zergliedern.

1) Eintritt und Verlauf der Zuckung. Lässt man auf einen Bewegungsnerven oder Muskel einen momentanen Reiz, z. B. einen instantanen elektrischen Schlag einwirken, so vergeht zunächst eine gewisse Zeit (a b), bis die Zuckung beginnt (Stadium der latenten Reizung), hierauf steigt der Reizungsvorgang anfangs mit zunehmender (b c) und später mit abnehmender Geschwindigkeit (c m) bis zu seinem Maximum an (Stadium der steigenden Energie), um dann zuerst mit zunehmender und später mit abnehmender Geschwindigkeit (m d und d e) wieder zu verschwinden (Stadium der sinkenden Energie). Schliesslich folgen noch einige von der Elasticität der Muskelsubstanz herrührende Längenschwingungen (e f). Das Stadium der latenten Reizung dauert, wenn der

*) Eckhard, Ztschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 1. Kühne, Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1859 u. 1860. Schelske, Verh. des naturhistorischen Vereins zu Heidelberg, 1859. v. Wittich, experimenta quaedam ad Halleri doctrinam etc., 1857.

ganze sich contrahirende Muskel selbst von dem momentanen Reiz getroffen wird, ungefähr $^1/_{100}$ Sec., das Stadium der steigenden Energie 0,03—0,04 Sec., das der sinkenden Energie ist meist etwas kürzer, doch hört bei e die Verkürzung noch nicht völlig auf, sondern es nähert sich von hier an die Curve nur allmälig der Abscissenaxe.

Die durch das Entstehen oder Verschwinden eines constanten Stromes im Nerven erzeugten Zuckungen gleichen vollständig den durch momentane Reize hervorgerufenen, wo nicht eine tetanisirende Wirkung des Stromes in Betracht kommt. Dagegen nimmt die Zusammenziehung bei directer Muskelreizung durch den constanten Strom den in Fig. 98 dargestellten Verlauf, in welchem bei s die Schliessung, bei o die Oeffnung des Stromes gelegen ist.

Die Contractionen der glatten Muskeln gleichen in ihrem Verlauf denjenigen der quergestreiften. Nur sind bei ihnen die Stadien der Zusammenziehung von weit längerer Dauer *).



Fig. 98. Zeitlicher Verlauf der Contraction bei directer Reizung des Muskels durch den constanten Strom.

Jede Erregung pflanzt in der Richtung der Längsaxe der Nerven- oder Muskelfaser sich fort. Ein Ueberspringen der Erregung von einer Nervenfaser auf eine benachbarte findet hierbei innerhalb der peripherischen Nerven im Allgemeinen nicht statt. Die letztere Thatsache wird als Gesetz der isolirten Leitung bezeichnet. Reizt man einen Nerven an einer Stelle seines Verlaufs, so pflanzt von dieser Stelle aus die Erregung nach beiden Richtungen sich fort: wird also ein gemischter, z. B. ein sensibler und motorischer Nerv von einem hinreichend starken Reize getroffen, so wird die Erregung ebensowohl nach dem Muskel geleitet, wo sie Zuckung bewirkt, wie nach dem Centralorgan, wo sie Empfindung hervorruft. Die Intensität der Erregung wächst bei ihrer Fortpflanzung im Nerven, so dass ein und derselbe Reiz um so stärkere Erregung hervorruft, eine je grössere Nervenlänge er durchlaufen hat (Pflüger).

Die innern Vorgänge, welche die Fortpflanzung der Erregung begleiten, stimmen, wie wir in den späteren §§. sehen werden, in allen Nerven, zu welchen peripherischen oder centralen Organen sie sich begeben mögen, überein. Hieraus ergibt sich der Schluss, dass den verschiedenen Vorgängen, welche die Nervenerregung auslöst (Muskelzuckung, Empfindung, Secretion) wahrscheinlich keine specifischen Verschiedenheiten der Nerven

*) Helmholtz, Müller's Archiv 1850 u. 1852. Wundt, ebend. 1859. Engelmann, Pflüger's Archiv 1869.

selbst entsprechen, sondern dass diese nur die Function indifferenter Leitungsorgane besitzen. Mit Rücksicht auf die doppelte Richtung, in welcher die Reizung des Nerven bestimmte Vorgänge auslösen kann, hat man jene Indifferenz der Function auch als das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven bezeichnet.

Dieser Schlussfolgerung gemäss pflegt man wohl auch die Nerven mit Telegraphendrähten zu vergleichen, welche zur Auslösung der verschiedensten Signale dienen können, ohne dass der elektrische Bewegungsvorgang in ihnen wesentliche Verschiedenheiten darbietet. Eine directe Bestätigung würde sich aber für die functionelle Indifferenz der Nerven ergeben, wenn es gelingen sollte, die Enden functionell verschiedener Nerven nach ihrer Durchschneidung mit einander zu verheilen und dann z. B. durch die Reizung eines ursprünglich motorischen Nerven Empfindung oder durch die eines ursprünglich sensibeln Nerven Muskelzuckung auszulösen. Versuche dieser Art sind mit scheinbar bestätigendem Erfolg von Philipeaux und Vulpian ausgeführt worden. Sie fanden, dass nach Verheilung des Lingualis und Hypoglossus die Reizung des ersteren Contractionen in der Zunge auslöst. Durch neuere Versuche Vulpian's ist aber dieses Ergebniss wieder zweifelhaft geworden. Dieselben ergaben nämlich, dass nur die dem Lingualis beigemischten Fasern der chorda tympani diesen Einfluss gewinnen, und dass der Erfolg ausbleibt, wenn zuvor die Chorda durchschnitten wurde. Sollte sich dieses Resultat bestätigen, so würde dadurch wahrscheinlich, dass zwar motorische Fasern an Stelle anderer motorischer, nicht aber sensible Fasern an Stelle motorischer functioniren können. Ein doppelsinniges Leitungsvermögen wäre also dann zweifelhaft *).

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung wird am Bewegungsnerven bestimmt, indem man nach einander durch Reizung zweier in verschiedener Entfernung vom Muskel befindlicher Stellen diesen zur Zuckung bringt. In den zwei sonst völlig übereinstimmenden Zuckungscurven, deren Anfang in Fig. 99 wiedergegeben wurde, ist das Stadium der latenten Reizung von verschiedener Grösse: bei Reizung der dem Muskel näher liegenden Stelle m n ist es gleich a b, bei Reizung der dem Muskel ferner liegenden o p gleich a c, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch die Strecke p m ist also gleich der Zeit b c. Helmholtz fand auf diese Weise an dem Froschnerven eine mittlere Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung von 26,4 Meter in der Secunde. Im menschlichen Nerven ist die Geschwindigkeit wenig grösser, sie scheint hier bei mässigen Reizen ungefähr 32 Meter zu betragen. Doch sind diese Werthe namentlich mit der Stärke der Reize und der Temperatur ziemlich veränderlich (s. unten).

Langsamer geschieht die Fortpflanzung der Erregung im Muskel. Lässt man einen elektrischen Schlag durch eine Muskelstrecke gehen und von verschiedenen Stellen der Muskellänge unterhalb der gereizten Strecke

*) Vulpian, arch. de physiol. t. V. Eckhard, Beiträge Bd. 7.

die Zeit der beginnenden Contraction an dem zeitmessenden Instrument aufzeichnen, so beträgt nach Hermann die mittlere Fortpflanzungsgeschwindigkeit 2,698 Meter in der Secunde. Diese Zahl liegt zwischen den von andern Beobachtern gefundenen widersprechenden Werthen (1 M. nach Aeby, 3,8 M. nach Bernstein) ziemlich genau in der Mitte. Weit langsamer noch ist sie an der glatten Muskelfaser (20—30 Mm. in der Sec. nach Engelmann).

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Empfindungsnerven lässt sich nur dadurch ermitteln, dass man nach einander zwei Stellen eines sensibeln Nerven oder seiner Ausbreitung reizt und jedesmal die Zeitdauer misst, nach welcher eine reflectorische Zuckung ausgelöst oder (beim Menschen) durch eine willkürliche Bewegung die Perception registrirt wird. Der Unterschied beider Zeiten ergibt die Fortpflanzungsdauer durch die gemessene Nervenstrecke. Da aber hierbei ein in seiner eigenen Dauer von sehr verschiedenen Momenten abhängiger Vorgang in dem Centralorgan sich einschiebt, so sind die Resultate sehr viel schwankender. So weit dieselben bis jetzt einen Schluss gestatten, scheint ein Unterschied zwischen Empfindungs- und Bewegungsnerven nicht zu bestehen.

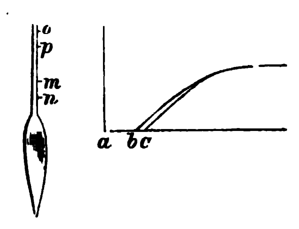


Fig. 99. Unterschiede der latenten Reizung in Folge der Fortpflanzungsdauer.

Unter verschiedenen äusseren Bedingungen zeigt der Verlauf der Zuckung manchfache Abweichungen. So wird durch niedere Temperatur die Dauer der Zuckung vergrössert und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit vermindert, höhere Temperatur bewirkt die entgegengesetzten Veränderungen. Aehnlich der niederen Temperatur wirkt mangelhafte Ernährung sowie Ermüdung durch oft wiederholte Reize. Werden alle diese Bedingungen constant erhalten, so ist noch die Stärke des Reizes von wesentlichem Einflusse, indem mit wachsender Reizgrösse nicht nur die Höhe, sondern auch die Dauer der Zuckung zunimmt (Wundt), die Fortpflanzungsgeschwindigkeit aber vergrössert wird (Helmholtz und Baxt).

2) Erregbarkeit während der Erregung. Die Prüfung der Erregbarkeit in jedem Stadium des Vorgangs der Erregung ist bis jetzt nur für den Nerven ausgeführt; es ist aber wahrscheinlich, dass für die directe Reizung des Muskels im wesentlichen die nämlichen Gesetze gültig sind. Die verschiedenen Formen der Reizung zeigen dabei manchfache Verschiedenheiten, ausserdem sind die wechselnden Zustände der Nervenfaser von wichtigem Einflusse.

a) Schliessungserregung durch den constanten Strom. Die Erscheinungen, welche diese Erregung begleiten, deuten auf zwei entgegengesetzte Vorgänge hin, welche neben einander ablaufen: auf einen Vor-

gang, der sich in gesteigerter Erregbarkeit, und auf einen Vorgang, der sich in verminderter Erregbarkeit kundgibt. Beide Vorgänge laufen an jeder Stelle des Nerven mit verschiedener Geschwindigkeit ab und breiten sich mit verschiedener Geschwindigkeit von der durch den constanten Strom erregten Strecke an aus. Man kann daher beide als neben einander herlaufende Wellen verschiedener Art auffassen: die erste wollen wir wegen ihres unmittelbaren Zusammenhangs mit dem Erregungsvorgange als Erregungswelle, die zweite, weil sie die erregende Wirkung des Reizes hemmt und unter Umständen ganz aufhebt, als Hemmungswelle bezeichnen. Bei der Schliessung des Stromes beginnt die Erregungswelle in der intrapolaren Strecke und breitet von da nach beiden Seiten über die Elektroden sich aus. An jedem Punkt des Nerven steigt dieselbe zuerst zu einem Maximum an, welches ungefähr mit dem Maximum der Muskelcontraction zeitlich zusammenfällt, um dann allmälig wieder zu sinken, doch überdauert im Allgemeinen die Erregungswelle längere Zeit nach dem Ablauf der Zuckung. Den Nerven entlang pflanzt der Zustand der gesteigerten Erregbarkeit, so weit sich dies nachweisen lässt, mit derselben Geschwindigkeit fort wie der Vorgang der Reizung, es ist daher anzunehmen, dass er mit diesem identisch ist. Gleichzeitig beginnt bei der Schliessung des Stromes in der Nachbarschaft der positiven Elektrode die Hemmungswelle; sie breitet von hier in der ganzen intrapolaren sowie in der die Anode begrenzenden extrapolaren Strecke sich aus, schreitet aber ungleich langsamer fort als die Erregung, doch schwillt sie nicht an, sondern nimmt ab mit der Entfernung von der gereizten Stelle. Die Hemmung steigt ebenfalls an jedem Punkt des Nerven zuerst zu einem Maximum, um dann langsam wieder abzunehmen, ohne aber jemals auf null zu sinken. Die Erregungs- wie die Hemmungswelle sind schon bei schwachen Strömen nachweisbar, welche noch keine Zuckung bewirken; beide wachsen dann mit der Stromstärke, und zwar zunächst die Erregungs- rascher als die Hemmungswelle, dann aber, bei weiter wachsender Stromstärke, diese schneller als jene. Bei den stärksten Strömen endlich durchbricht die Hemmungswelle die negative Elektrode, um auch auf Seite der letzteren extrapolar sich auszubreiten. Neben der regelmässig verlaufenden Hemmungswelle erscheinen in zwei bestimmten Stadien der Reizung rasch vorübergehende Hemmungen, die erste unmittelbar nach eingetretener Reizung: sie macht darin sich geltend, dass ein neuer Reiz wirkungslos bleibt oder eine sehr verminderte Wirkung hat, wenn er während eines sehr kurzen Zeitraums nach der Schliessung des Stromes einwirkt; die zweite unmittelbar nach dem Ablauf der Zuckung: sie ist inconstanter, wird nur an sehr leistungsfähigen Nerven beobachtet und gibt sich dadurch kund, dass ein am Ende der Schliessungszuckung zur Wirkung kommender Reiz eine ungewöhnlich lange Dauer der Latenz zeigt.

Der Verlauf der Schliessungserregung resultirt unmittelbar aus der Gegenwirkung erregender und hemmender Kräfte, welche letzteren theils in der Hem-

mungswelle, theils in den rasch vorübergehenden Hemmungen zur Erscheinung kommen. Jede starke Hemmung setzt die Erregbarkeit herab, schwächt also die Erregungswelle oder hebt sie sogar ganz auf. Ist die Hemmung relativ schwach, so zeigt sich die Erregbarkeit nur gegenüber schwachen Reizen vermindert, während stärkere immer noch gesteigerte Erregbarkeit nachweisen. Den ganzen Verlauf der Erregung kann man hiernach in folgende Stadien eintheilen: 1) Das Stadium der Unerregbarkeit, der ersten unmittelbar der Einwirkung des Reizes folgenden Hemmung entsprechend, nimmt nur einen Theil des Stadiums der latenten Reizung weg; dasselbe bleibt von gleicher Grösse, ob der Reiz den Nerven oder direct den Muskel treffen mag, seine Dauer ist daher vielleicht von der Zeit abhängig, welche die Muskelfaser braucht, um, wenn sie von einem Reiz getroffen wird, in den contrahirten Zustand überzugehen. Dass zugleich aber auch die Vorgänge in der Nervenfaser von bestimmendem Einflusse sind, lehrt die Abhängigkeit dieses Stadiums von der Richtung des Stromes im Nerven (s. unten). 2) Das Stadium der wachsenden Erregbarkeit beginnt noch während der latenten Reizung und dauert in der Regel bis zum Maximum der Zuckung, nur zur Seite der positiven Elektrode geht es häufig schon vorher, manchmal noch während der latenten Reizung, in das folgende Stadium über. 3) Das Stadium der sinkenden Erregbarkeit verhält sich zur Seite der Anode und Kathode wesentlich verschieden. In der anodischen Strecke sinkt in Folge des Eintritts der Hemmungswelle die Erregbarkeit unter ihre ursprüngliche Grösse, in der kathodischen Strecke nur bis zur letzteren, ausgenommen bei jenen starken Strömen, wo die Hemmungswelle auch über die Kathode hinausreicht; in dieses Stadium fallen an sehr leistungsfähigen Nerven überdies die vorübergehenden Hemmungen nach Ablauf der Zuckung; unter der Anode werden die transitorischen Hemmungen meistens durch die regelmässige Hemmungswelle verdeckt. Die Geschwindigkeit der Hemmungswelle betrug in meinen Versuchen je nach der Stromstärke zwischen 80 und 500 Mm. in der Sec. Das Stadium der Unerregbarkeit nach eingetretener Schliessung war unter der positiven Elektrode im Mittel = 0,005 Sec., unter der negativen war es noch kleiner und konnte mittelst der Reizungsversuche nicht mehr genau ermittelt werden.

b) Oeffnungserregung durch den constanten Strom. Die Erscheinungen bei der Oeffnung setzen sich wie diejenigen bei der Schliessung des Stromes aus Erregungs- und Hemmungsvorgängen zusammen. Unmittelbar mit der Unterbrechung der Kette entsteht in der ganzen intrapolaren Strecke eine Erregung, welche beiderseits über die Elektroden sich ausbreitet. Diese Erregung wird aber von Hemmungsvorgängen durchkreuzt, welche sich zusammensetzen 1) aus der zurückbleibenden anodischen Schliessungshemmung, die nach der Oeffnung allmälig sich ausgleicht, und 2) aus einer bei der Oeffnung erst entstehenden Hemmung in der Nachbarschaft der Kathode. Beide wachsen mit der Stromstärke an Intensität und Ausbreitung, aber die anodische Schliessungshemmung ist bei schwachen, die kathodische Oeffnungshemmung bei starken Strömen verhältnissmässig im Uebergewicht. Bei einer gewissen mittleren Stromstärke sind daher überhaupt die Hemmungen im Vergleich mit der Erregung am geringsten,

wesshalb auch die Totalerregbarkeit der vom Strom durchflossenen Strecke nach der Unterbrechung schwacher und starker Ströme mehr herabgesetzt ist als nach solchen von mittlerer Stärke.

Das S. 533 aufgestellte Gesetz der Zuckungen erklärt sich unmittelbar aus den unter a und b erörterten Erscheinungen. Bei den schwächsten Strömen hindert die anodische Schliessungshemmung die Fortpflanzung der Erregung zum Muskel: daher der frühere Eintritt der absteigenden Schliessungszuckung. Sobald die bei der Unterbrechung der Kette von der Anode gegen die Kathode geschehende Bewegung der Hemmung eine gewisse Geschwindigkeit erreicht hat, stellt die Oeffnungserregung sich ein. Diese pflanzt aber zunächst nur bei absteigendem Strom zum Muskel sich fort, weil beim aufsteigenden die zurückbleibende anodische Schliessungshemmung die Fortpflanzung hindert. Hierauf kommen wir zu den Stromstärken, wo in allen vier Acten die Erregungswelle die Hemmungen durchbricht. Mit weiterer Stromverstärkung hindert zuerst wieder die stark angewachsene anodische Schliessung die Fortpflanzung zum Muskel; dann wird auch die kathodische Oeffnungshemmung so stark, dass die absteigende Oeffnungszuckung hinwegbleibt. Jetzt ist die dritte Stufe des gewöhnlichen Zuckungsgesetzes erreicht. Wir überschreiten sie bei den mächtigsten Strömen, wo zuerst die Erregung wieder die kathodische Oeffnungshemmung durchbricht und dann endlich die bei der Schliessung entstehende Hemmung in- und extrapolar so gewaltig wird, dass auch die absteigende Schliessungszuckung verschwindet.

Im Zusammenhang mit dem Zuckungsgesetz stehen die Ergebnisse über den Ort der Reizung bei verschiedener Stromstärke. Bei jenen mittleren Stromstärken, bei welchen Gleichheit der ab- und aufsteigenden Schliessungszuckung besteht, kann die ganze intrapolare Strecke als gleichmässig betheiligt an der Schliessungserregung betrachtet werden. Zwar ist die Hemmung nicht gleichmässig vertheilt, aber sie hindert nirgends die Fortpflanzung der Erregung; die Prüfung mit Maximalreizen ergibt in diesem Fall in- und extrapolar überall gleiche Steigerung der Erregbarkeit, nur Minimalreizen verräth sich die ungleiche Vertheilung der Hemmungen. Bei schwächeren und stärkeren Strömen, bei denen an der Anode eine Beeinträchtigung der Leitung stattfindet, ist auch die intrapolare Erregung nicht mehr überall gleich, obwohl die Unterschiede wahrscheinlich nicht so bedeutend sind, als die Muskelzuckung sie darstellt, weil das Erlöschen der Reizung zum Theil auch noch in den extrapolaren, von der Hemmungswelle ergriffenen Theilen des Nerven stattfindet. Erst bei sehr bedeutenden Stromstärken beschränkt sich die Schliessungserregung auf den nächsten Umkreis der Kathode. Anders verhält es sich mit der Oeffnungserregung, die immer nur dann entsteht, wenn während der Schliessung eine deutliche Hemmung sich ausbilden konnte. Trotzdem ist es wahrscheinlich, dass bei mässigen Stromstärken die ganze intrapolare Strecke, wenn auch in verschiedenem Grade, an jener Ausgleichung betheiligt ist, als deren Ausdruck die Oeffnungszuckung erscheint. Denn schon bei schwachen Strömen erstrecken sich Spuren der Schliessungshemmung über die ganze intrapolare Strecke, und eine Unterbrechung der

Leitung an der Kathode lässt erst bei starken Strömen oder nach längerer Schliessungsdauer sich constatiren. Nur in den letzteren Fällen wird also ausschliesslich die Gegend der Anode als der Ort der Reizung zu betrachten sein.

c) Erregung durch kurz dauernde Stromstösse und andere instantane Reize. Die Wirkung kurz dauernder Stromstösse setzt sich aus den Wirkungen der Schliessung und Oeffnung zusammen, indem gleichzeitig die Dauer des Stromes einen Einfluss ausübt. In dieser Beziehung gilt die Regel, dass sowohl die Erregung wie die Hemmung erst bei einer gewissen Zeitgrenze beginnt, dass aber die Stromesdauer grösser sein muss, um Hemmung, als um Erregung hervorzubringen. Ebenso entsteht die Oeffnungserregung immer erst, wenn der Stromstoss eine solche Dauer besitzt, dass während seines Bestehens eine deutliche anodische Schliessungshemmung sich ausbilden kann. Sehr kurze Stromstösse erzeugen daher nur eine Schliessungserregung, und sie sind, abgesehen von den bei jeder Form der Reizung vorkommenden flüchtigen Hemmungserscheinungen, nur von gesteigerter Erregbarkeit begleitet. Durchaus ebenso verhalten sich andere instantane Reize, z. B. mechanische Erschütterungen. Mit der Verstärkung des instantanen Reizes nimmt die Höhe und Länge der Zuckung zu, und die latente Reizung verkleinert sich. Verlängert sich die Dauer eines schwachen Stromstosses, so wird durch das Wachsthum der anodischen Schliessungshemmung die Zuckungsstärke bei aufsteigendem Strom vermindert, während sie bei absteigendem fortwährend zunimmt; unter der Anode besteht jetzt gesunkene, unter der Kathode meist noch gesteigerte Erregbarkeit. Mit der Verstärkung des Stromes wird aber bald eine Grenze erreicht, wo die anodische Schliessungshemmung die Zuckung durch den aufsteigenden Stromstoss ganz unterdrückt. Bei weiterer Verstärkung tritt dann wieder eine Zuckung auf, welche durch ihren späten Beginn sich als Oeffnungszuckung verräth, und deren Stärke sich mit der Intensität und Dauer des Stromstosses vergrössert. Von jetzt an hinterlässt der starke Stromstoss auch eine deutliche kathodische Oeffnungshemmung, welche mit der Dauer des Stromstosses wächst und sich theils in der Abnahme der durch den absteigenden Stromstoss bewirkten Zuckung, theils in der Hemmung kundgibt, welche zur Seite der Kathode zurückbleibt. Doch bleibt selbst bei hohen Stromstärken immer noch die anodische Hemmung überwiegend, ein Umstand, wodurch sich die Nachwirkung des kurz dauernden Stromstosses von der Nachwirkung der gewöhnlichen Oeffnungserregung unterscheidet. Aus diesem Verhalten ergibt sich unmittelbar das S. 536 aufgestellte Zuckungsgesetz für Stromstösse. Folgen mehrere Stromstösse so rasch auf einander, dass die Wirkung eines folgenden in das vom eben vorangegangenen Reiz noch bestehende Stadium der Unerregbarkeit fällt, so kann keine dauernde Contraction mehr, sondern nur noch eine Anfangszuckung auftreten.

Die Stadien, in welche der Verlauf einer durch einen instantanen Reiz bewirkten Erregung zerfällt, sind dieselben wie bei der Schliessungserregung:

Unerregbarkeit, wachsende und sinkende Erregbarkeit; die Dauer jedes einzelnen Stadiums ist dabei, wie sich nach dem oben bemerkten leicht übersehen lässt, von den einzelnen Vorgängen abhängig, aus welchen sich eine gegebene instantane Erregung zusammensetzt.

d) Zustände der Nervenfaser. Der theils durch den Einfluss der Ernährung, theils durch verschiedene äussere Einwirkungen (Wechsel der Temperatur, Einfluss gewisser Gifte) bestimmte Zustand der Nervenfaser ist von wesentlichem Einflusse auf den Verlauf der Erregung. An dem mangelhaft ernährten Nerven sind die Erscheinungen der Hemmung schwächer ausgebildet, während die Kräfte der Erregung zwar ebenfalls, aber nicht im selben Verhältnisse abnehmen (asthenischer Zustand). In Folge dessen ist der Nerv reizbarer als in der Norm, die durch einen momentanen Reiz ausgelösten Zuckungen haben eine längere Dauer oder sind selbst tetanisch, zugleich ist aber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung vermindert. Genau die entgegengesetzten Eigenschaften zeigt der kräftig ernährte Nerv (sthenischer Zustand). Ermüdung durch oft wiederholte Reize führt den asthenischen Zustand herbei, worauf durch längere Ruhe der sthenische sich wiederherstellt. Von ähnlichem Einfluss ist der Wechsel der Temperatur. In der Kälte werden die inneren Kräfte des Nerven herabgesetzt, in der Wärme gesteigert: dort sind daher die Hemmungserscheinungen und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit vermindert, hier vermehrt. Aehnlich der Kälte wirken, wie es scheint, manche der Nervensubstanz schädliche Gifte, unter denen namentlich das Curare rasch die Kräfte der Erregung aufhebt.

Zur Untersuchung des Verlaufs der Erregung bedient man sich des Myographions, auf welches der Muskel seine Zuckungen selbst aufzeichnet, während gleichzeitig der Moment der Reizung registrirt wird. Das Myographion ist hauptsächlich in zwei Formen zur Anwendung gekommen: 1) Das Cylinder-Myographion (Fig. 100) ist von Helmholtz zur Untersuchung des Verlaufs der Zuckung sowie der Fortpflanzungsgeschwindigkeit benützt worden. Dasselbe besteht a) aus den Theilen, die den Muskel befestigen und seine Zuckung auf den rotirenden Cylinder übertragen, b) aus dem rotirenden Cylinder und dem denselben bewegenden Uhrwerk und c) aus den Vorrichtungen, die zur rechtzeitigen Auslösung des den Nerven treffenden Reizes dienen. Der Muskel ist an seinem obern Ansatzpunkt an einem Haken befestigt und hängt in der Glasglocke G eingeschlossen, deren Innenraum durch den feuchten Schwamm W den Nerven vor Eintrocknung schützt. Durch die Schraube s kann der Muskel höher oder tiefer gestellt werden. Vermittelst einiger Verbindungshaken hängt an der Sehne des Muskels der Hebel H, der vorn und hinten zwischen Spitzen drehbar ist, und der zwischen seinen vordern Spitzen die Stange p trägt, an welche der Zeichnenstift i angeschraubt ist. Dieser wird durch den über die Rolle t laufenden Faden w, der an dem festzuschraubenden drehbaren Stab o befestigt ist, zurückgezogen oder vorgelassen. Die Spitze i zeichnet auf den berussten Glascylinder C, der durch das mit einem Laufgewicht B versehene Uhrwerk u in rasche Umdrehung versetzt wird; der Schlüssel L dient zum Aufziehen

des Uhrwerks. Mit C verbunden ist die Trommel T, an der sich in Oel laufende Flügel befinden, um bei Eintritt einer gewissen Umdrehungsgeschwindigkeit diese auf kurze Zeit gleichmässig zu erhalten. Ausserdem ist ein Zählwerk mit dem

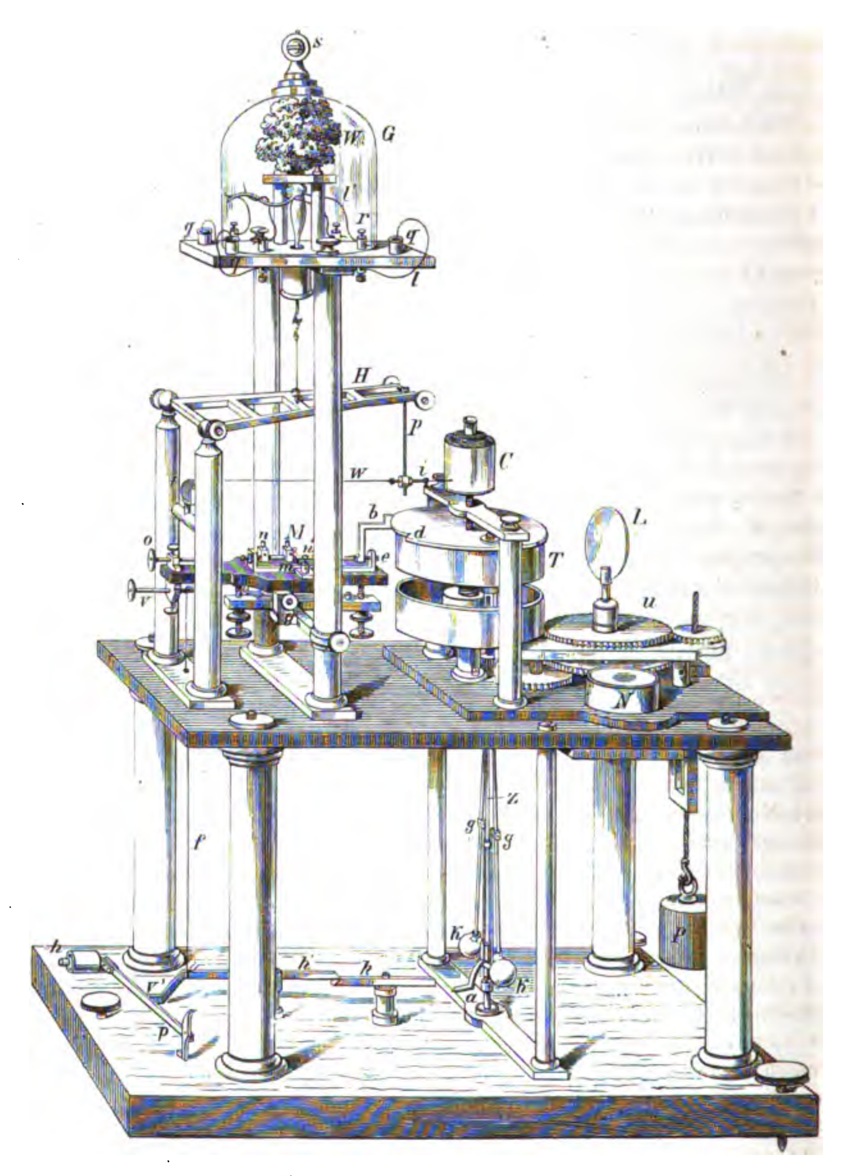


Fig. 100. Cylinder-Myographion.

Uhrwerk verbunden, um die Zahl der Umdrehungen des Cylinders während einer gewissen Zeit zu bestimmen; N ist eine Wasserwaage zur Horizontalstellung des ganzen Apparats. Eines der Räder des Uhrwerks trägt eine nach unten gehende

drehbare Axe Z, diese ist mit beweglichen Stangen verbunden, welche unten die Centrifugalkugeln k k tragen. Die Stangen mit diesen Kugeln treten um so weiter von der Axe Z ab, je grösser die Geschwindigkeit wird. Haben sie einen gewissen Abstand erreicht, so heben sie zugleich die Schienen g g in die Höhe, welche durch ein zweites Stangenpaar, das zwischen Z und den Centrifugalstangen liegt, mit dem Ansatzstück a verbunden sind und dieses gleichfalls in die Höhe ziehen. Die Vorrichtungen zur rechtzeitigen Auslösung des reizenden Inductionsschlags bestehen aus der Wippe M und aus der durch den Faden f mit dieser in Verbindung stehenden Hebelverbindung h h' nebst dem Fallapparat p. Die Wippe M ist von vorn nach hinten drehbar um die Axe g. Sie selbst trägt eine in darauf senkrechter Richtung drehbare Metallstange e, die vorn ein Ansatzstück b, in ihrer Mitte eine Drahtklemme m und an ihrem andern Ende eine weitere Klemme n trägt. m gegenüber liegt ein Platinplättchen mit einer Drahtklemme n'. In m befindet sich ein dicker Platindraht, der auf diesem durch eine isolirende Unterlage von den übrigen Metalltheilen der Wippe getrennten Plättchen aufruht. Die Klemmen n und n' sind durch (hier nicht gezeichnete) Drähte in die Schliessung der primären Rolle eines Inductionsapparates eingeschaltet. Die Enden der secundären Rolle dieses Apparates stehen mit zwei von den den Muskel umgebenden Quecksilbernäpfchen q in Verbindung. Jeder dieser Näpfe ist durch einen Draht l mit einer Klemme r und diese durch einen Draht l' mit dem Nerven verbunden. Es befinden sich an dem Apparat vier solcher Verbindungen, damit abwechselnd zwei verschiedene Strecken des Nerven gereizt werden können, wie dies namentlich für die Versuche über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung erforderlich ist. Der Versuch wird nun folgendermassen ausgeführt. Man dreht zuerst die Trommel T langsam herum, so dass der an ihr befindliche Daumen d die Wippe b e umwirft. Dadurch hebt sich der Platindraht m von dem Plättchen, auf dem er ruht, die Leitung der primären Inductionsspirale wird unterbrochen, der Nerv erhält einen Oeffnungsinductionsschlag, und der Muskel zeichnet einen geraden verticalen Strich auf den Cylinder. Hierauf stellt man die Hebelverbindung h h' so ein, dass h auf dem Stück a und h' auf h aufruht, es wird dadurch der Faden f gespannt und die ganze Wippe M durch Drehung um die Axe g so weit zurückgestellt, dass, nachdem b e wieder aufgerichtet ist, der Daumen d nicht mehr an b anstösst und der Stift i nicht mehr C berührt. Ferner wird der Fallstab p durch Drehung um seine Axe h aufgerichtet und an o angelehnt. Nun zieht man das Uhrwerk auf und lässt die Trommel mit dem Cylinder sich in Bewegung setzen. Ist jene Geschwindigkeit erreicht, bei welcher a in die Höhe gehoben wird und sich mit den Centrifugalkugeln herumbewegt, so sinkt der Hebel h auf seiner gegen h' gerichteten Seite, der Faden f erschlafft, in Folge dessen dreht sich die Wippe M nach vorn, i berührt nun C, und d stösst an b an. Dadurch wird der Oeffnungsinductionsschlag ausgelöst, und der Muskel zeichnet seine Zuckung auf den rotirenden Cylinder. Im Moment aber, in welchem M vorfällt, muss auch p, das an o nur eben berührend anlag, niederfallen; indem es auf das Ende v' der Hebelverbindung hh' aufstösst, wird der Faden wieder angespannt und so M und mit ihm i wieder zurückgezogen. Durch dieses rasche, vom Apparat selbst besorgte Zurückziehen der Spitze i wird die allzu grosse Verdickung der von i auf dem Cylinder gezeichneten Abscissenlinie der Zuckungscurve verhindert. Man sieht leicht, dass durch diesen Versuch nicht nur der ganze Verlauf der Zusammen-

ziehung, sondern auch die Zeit, welche vom Moment der Reizung bis zum Moment der Zusammenziehung verfliesst, genau graphisch dargestellt wird. Denn der Moment der Reizung ist durch den zuerst gezeichneten verticalen Strich fixirt. Reizt man nach einander zwei Stellen des Nerven, so erhält man zwei Curven mit verschiedener Dauer der latenten Reizung (Fig. 99 S. 546), aus denen sich dann die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ermitteln lässt. Um eine gleichförmigere Geschwindigkeit der Myographiontrommel zu erhalten, hat Helmholtz dieselbe neuerdings durch einen elektromagnetischen Rotationsapparat regulirt: Thiry hat zum selben Zweck die Sirene angewandt und aus der Höhe des Sirenentons die Geschwindigkeit ermittelt. Beim Menschen haben Helmholtz und Baxt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bestimmt, indem sie den nerv. medianus einmal dicht über dem Handgelenk, das andere Mal am Oberarm reizten und die bei der Contraction der Muskeln des Daumenballens eintretende Verdickung auf einen aufgesetzten Hebel übertrugen. Zur Aufzeichnung der tonischen Muskelcontraction unter dem Einfluss des constanten Stroms und der bei tetanischer Erregung des Nerven eintretenden dauernden Contractionen benützt man am besten das gewöhnliche Kymographion. Um, abgesehen von dem Verlauf der Zusammenziehung, bloss die Zuckungshöhe zu fixiren, setzte Pflüger den Hebelapparat des Myographions vor eine berusste Glasplatte, auf welcher nun der Muskel seine Zuckung in Gestalt eines verticalen Strichs notirt. Zur Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel haben Aeby und nach ihm Bernstein folgende Methode angewandt. Sie spannten den Muskel horizontal auf eine feste Unterlage und setzten an zwei verschiedenen Stellen seiner Länge je ein Stäbchen auf denselben, das in dem Moment gehoben wurde, in welchem die betreffende Stelle in Contraction gerieth. Jedes Stäbchen war mit einem Hebel verbunden, der seine Bewegung auf den rotirenden Cylinder des Myographions zeichnete, und die beiden Stäbchen waren so eingestellt, dass sie senkrecht über einander liegende Punkte des Cylinders berührten. So ergab sich aus dem Zwischenraum zwischen den Anfangspunkten der gezeichneten Curven unmittelbar die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung im Muskel. Wo es sich nicht um sehr grosse Geschwindigkeiten handelt, kann an Stelle des Cylinder-Myographion auch das Kymographion benützt werden; namentlich ist das Ludwig'sche Kymographion (S. 321) sehr gut für myographische Versuche verwendbar. Das Nämliche gilt von Marey's rotirender Trommel, welche derselbe für die Zwecke von Zeitmessungen mit einer ihre Schwingungen aufzeichnenden Stimmgabel versehen hat. 2) Das Pendel-Myographion ist zuerst von Fick construirt, von Helmholtz vervollkommnet worden; ich habe dasselbe in der in Fig. 101 dargestellten Form angewandt. An einem massiven Holzgestell, welches auf vier starken Fussschrauben steht, ist oben das Axenlager A befestigt, auf welchem das aus Eisen gefertigte Pendel mit zwei Stahlschneiden ruht. Am untern Ende des Pendels befindet sich vorn und hinten ein Messingrahmen, an deren jedem eine ebene Glasplatte G mittelst dreier Schrauben, die sich an den die Glasplatten zu beiden Seiten vertical umspannenden Messingfassungen m m befinden, festgeschraubt werden kann. Die vordere Glasplatte ist zur Aufzeichnung der Zuckungscurven bestimmt, sie wird vor dem Aufschrauben über der Lampe mit einer dünnen Russschichte beschlagen. Die hintere Glasplatte dient bloss zum Aequilibriren der vordern. Um mehrere Zuckungscurven unter einander zeichnen zu lassen, ohne dass dabei immer eine Verschiebung

des Muskelhalters erforderlich wird, sind die die Glasplatten tragenden Rahmen in zwei Messingschlitten eingefügt und werden auf diesen durch die Kurbel K so bewegt, dass, wenn die vordere Glasplatte nach unten geht, die hintere um ebensoviel nach oben sich verschiebt und umgekehrt. Hiernach kann der vordern Platte jede erforderliche Lage zu dem zeichnenden Stift gegeben werden, während die Lage des Schwerpunktes und demnach auch die Schwingungsdauer des Pendels immer dieselbe bleibt. Schliesslich sind noch unten am Pendel zwei stählerne Daumen d angebracht, von denen der eine (rechts) dazu dient, das Pendel in

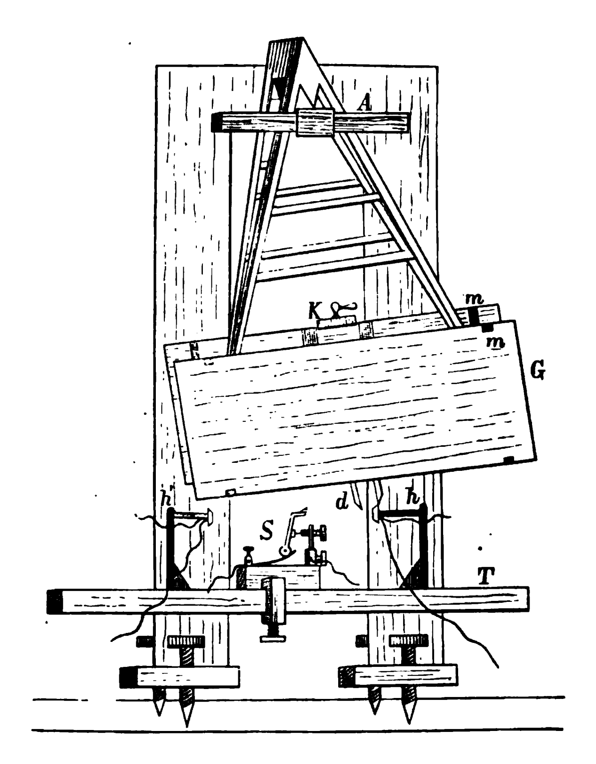


Fig. 101. Pendel-Myographion.

einer bestimmten Anfangsstellung festzuhalten, während der andere (links) dazu bestimmt ist, durch sein Anschlagen an den Stromunterbrecher S einen elektrischen Strom oder eine kurze Nebenschliessung zu einem solchen zu schliessen oder zu öffnen. Ausserdem kann dieser Daumen in solchen Versuchen, wo es darauf ankommt, das Pendel nur einmal von rechts nach links schwingen zu lassen, benützt werden, um dasselbe sogleich nach Vollendung seiner ersten halben Schwingung wieder aufzufangen. Zum Festhalten des Pendels in seiner Anfangslage ist der Halter h, zum Auffangen der Halter h' bestimmt, die beide auf dem am Holzgestell des Pendels befestigten Experimentirtisch T festgeschraubt sind. Die Vorrichtungen zur Befestigung des Muskels, der Zeichenhebel u. s. w. sind dieselben wie beim Cylinder-Myographion. Wie die Pendel-

schwingung, so lässt sich auch die Fallkraft oder eine Federkraft zur schnellen Bewegung einer Platte benützen, auf welche man den Muskel seine Zuckungen zeichnen lässt. So haben Harless und Jendrássik Fallmyographien, du Bois-Reymond ein Federmyographion construirt. Vgl. über diese Apparate Cyon, physiologische Methodik, und du Bois-Reymond. ges. Abhandl. Bd. 1.

Um den Verlauf der Erregbarkeitsänderungen während der Erregung durch den constanten Strom zunächst in den extrapolaren Nervenstrecken zu untersuchen, wird die in Fig. 102 dargestellte Versuchsanordnung angewandt. Auf dem Myographiontisch befinden sich, in jeder beliebigen Entfernung von einander

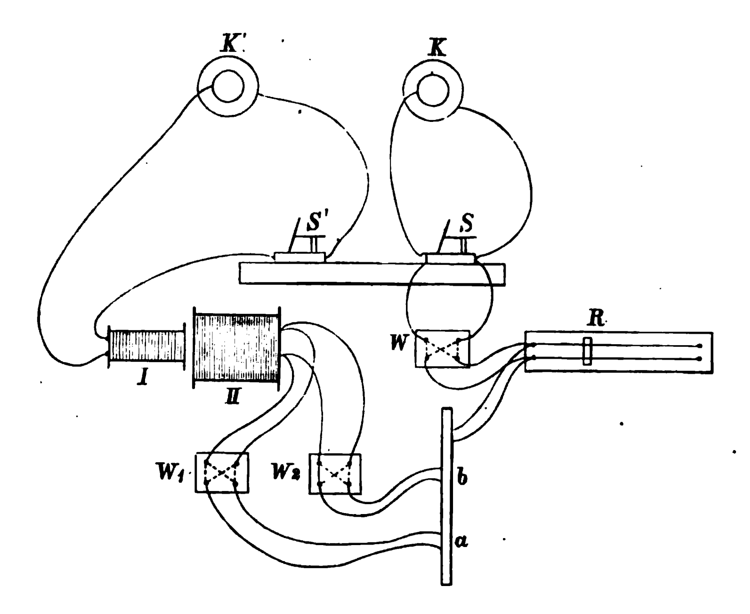


Fig. 102. Versuchsanordnung zur Untersuchung des Verlaufs der Erregbarkeit während der Erregung durch den constanten Strom.

fixirbar, zwei Stromunterbrecher S und S'. Der Unterbrecher S bildet, so lang er geschlossen ist, für den Strom der Kette K eine Nebenschliessung von sehr verschwindendem Widerstand zum Nerven. In die Leitung zum letzteren ist ausserdem der Rheochord R als Nebenschliessung eingeschaltet zum Behufe der Abstufung der Stromstärke. Ferner befindet sich in ihr ein Stromwender W, damit dem Strom im Nerven beliebig ab- oder aufsteigende Richtung gegeben werden kann. So lange S geschlossen ist, ergiesst sich kein irgend merklicher Strom durch den Nerven; im Moment aber, wo durch das herabfallende Pendel der Contact gelöst wird, fliesst der ganze Strom durch die verzweigte Leitung des Rheochords und des Nerven. Dem letzteren wird der Strom mittelst unpolarisirbarer Elektroden zugeführt. Der Unterbrecher S' ist in die Leitung der Kette K' eingeschaltet, in welcher sich ausserdem die primäre Spirale I des Inductionsapparates befindet. Von jedem Ende der secundären Spirale II gehen zwei

Leitungsdrähte zu je einem der Stromwender W_1 und W_2. Wird W_1 geschlossen, so bleibt W_2 geöffnet, ebenso umgekehrt. Im Moment, wo durch das Pendel der Contact in S' gelöst und dadurch der Strom in der primären Spirale unterbrochen wird, kann daher entweder durch die Nervenstrecke a oder durch die Nervenstrecke b ein Oeffnungsinductionsschlag gesendet, und diesem kann je nach der Stellung des Stromwenders die ab- oder aufsteigende Richtung gegeben werden. Dem Nerven werden die Inductionsschläge entweder ebenfalls durch unpolarisirbare Elektroden oder durch Platindrähte zugeführt. Soll nun die Erregbarkeit in einer gegebenen, durch die gegenseitige Stellung von S und S' bestimmten Zeit nach Schliessung des constanten Stromes geprüft werden, so lässt man zunächst, während die Wippe W geöffnet und eine der Wippen W_1, W_2 auf- oder absteigend geschlossen ist, das Pendel eine Schwingung ausführen: man erhält dann diejenige Zuckung, die der Prüfungsreiz ohne Stromeseinwirkung erzeugt. Hierauf wird in einem zweiten Versuch ausser der vorigen auch noch die Wippe W geschlossen: jetzt erhält man die Zuckung, welche der Prüfungsreiz unter Einwirkung der vorangegangenen Erregung durch den constanten Strom auslöst, und zwar sind beide Zuckungen einander superponirt, so dass sich mit grosser Sicherheit ihre etwaigen Unterschiede in Bezug auf Höhe und Dauer und in Bezug auf die Zeit der latenten Reizung feststellen lassen. Decken sich beide Zuckungen vollständig, so gilt dies als ein Zeichen, dass die Erregbarkeit unverändert geblieben ist. In ähnlicher Weise lassen sich die intrapolaren Vorgänge sowie die Oeffnungserregung und die instantanen Erregungen (durch Stromstösse, mechanische Reize) untersuchen. Ueber die einzelnen dabei angewandten Methoden vgl. meine unten angeführten Untersuchungen. 3) Zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit in den Empfindungsnerven hat man die s. g. Registrirapparate, wie sie zu astronomischen Zwecken benützt werden, namentlich das Hipp'sche Chronoskop, angewandt. Das Wesen der Methoden läuft darauf hinaus, dass man den Moment einer Empfindung durch eine willkürlich ausgeführte Bewegung registrirt. Lässt man nun auf zwei in verschiedener Entfernung vom Centralorgan gelegene Stellen eines Empfindungsnerven den Reiz einwirken, so wird die Registrirzeit in beiden Fällen um den Betrag der Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch die betreffende Strecke verschieden sein. Helmholtz benützte zum selben Zweck die Pouillet'sche Zeitmessungsmethode, indem die zwischen dem Reiz und dem Registriren der Empfindung verfliessende Zeit durch die Wirkung, die ein während der gleichen Zeitdauer geschlossener Strom auf einen schwingenden Magneten ausübte, gemessen wurde. Auch auf den Muskelnerven kann diese Methode übertragen werden, wenn man im Moment des Reizes den zeitmessenden Strom schliesst und den Muskel selbst bei seiner Contraction diesen Strom unterbrechen lässt*).

---

*) Helmholtz, Müller's Archiv 1850 und 1852, Berliner Monatsber. 1857. Helmholtz und Baxt, Berliner Ber. 1867 und 1870. Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren, 1. Abth. 1871. Aeby, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in den Muskeln, 1862. Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang, 1871. Hermann, Pflüger's Archiv Bd. 10. Ueber Registrirapparate und die Messung mit denselben vgl. Wundt, physiol. Psychologie, Cap. XIX.

§. 100. Dauernde Veränderungen der Erregbarkeit.

Von den einen regelmässigen Verlauf einhaltenden Schwankungen der Erregbarkeit, welche den Vorgang der Erregung begleiten, trennen wir jene bleibenderen Veränderungen derselben, welche dauernderen äusseren Einwirkungen zu folgen pflegen. Ihrer Art nach zerfallen alle diese Veränderungen in Zunahmen der Erregbarkeit (positive Modificationen) und in Abnahmen derselben (negative Modificationen). Wir unterscheiden die Veränderungen 1) während der Dauer des constanten Stroms und nach der Unterbrechung desselben (in und nach dem Elektrotonus), 2) durch oft wiederholte kurz dauernde Reize, 3) durch Temperaturänderungen, 4) durch chemische Einwirkungen, endlich 5) beim Absterben des Nerven.

1) Veränderungen der Erregbarkeit in und nach dem Elektrotonus. a) Elektrotonus. Wird ein Theil der Länge eines Nerven von einem constanten Strom durchflossen, so ist während der Dauer des Stroms sowohl in der intrapolaren als in einer beliebigen extrapolaren Nervenstrecke die Erregbarkeit verändert, und zwar ist sie erhöht im Bereich der negativen Elektrode, der Kathode, erniedrigt im Bereich der positiven Elektrode, der Anode. Man kann daher dies Gesetz auch so ausdrücken: Jede Nervenstrecke im Zustand des Katelektrotonus besitzt eine erhöhte, jede Nervenstrecke im Zustand des Anelektrotonus eine verminderte Erregbarkeit. Zwischen den Elektroden befindet sich ein Punkt, an welchem der Katelektrotonus in den Anelektrotonus übergeht, und an welchem die Erregbarkeit unverändert bleibt. Die Lage dieses Punktes richtet sich nach der Stärke des constanten Stromes: er rückt der negativen Elektrode um so näher, je stärker der Strom wird. In den extrapolaren Stellen nimmt mit der Entfernung von den Elektroden die Erregbarkeitsveränderung ab und schwindet endlich ganz. Die Ausbreitung der Veränderung ist von der Stärke des constanten Stroms abhängig: je mehr diese wächst, um so weiter erstreckt sie sich auf der Seite beider Elektroden, doch geschieht dies nicht auf beiden Seiten gleichmässig, sondern bei den schwächsten Strömen ist die Strecke des extrapolaren Anelektrotonus grösser als diejenige des extrapolaren Katelektrotonus, bei starken Strömen aber kehrt sich das Verhältniss um. Wir können uns dies durch die Fig. 103 versinnlichen. In derselben sind auf der Abscissenlinie N N, welche die Nervenlänge bedeutet, die Zunahmen der Erregbarkeit als nach oben gerichtete, die Abnahmen der Erregbarkeit als nach unten gerichtete Ordinaten aufgetragen. A K ist die vom Strom durchflossene Nervenstrecke, a b c ist die Curve der Erregbarkeitsänderungen bei einem schwachen Strom, d e f ist diese Curve bei einem mittelstarken und g h i bei einem starken Strom. Die Curven werden bei wachsender Stromstärke nicht nur grösser, sondern verrücken sich zugleich in der Richtung

der Kathode, so dass die Strecke des intrapolaren Katelektrotonus bedeutend abnimmt, die des extrapolaren Katelektrotonus aber nicht bloss absolut, sondern auch relativ zunimmt. Bei den stärksten Strömen endlich, welche in die Fig. 103 nicht mehr aufgenommen sind, breitet sich die Erregbarkeitsabnahme noch über die Kathode aus, und zuletzt verschwindet der über der Abscissenlinie gelegene Theil der Curve gänzlich. Um die Beziehung der beiden elektrotonischen Zustände zu der Richtung des Stromes im Nerven festzustellen, bezeichnet man, wenn sich bei i das centrale, bei g das peripherische (Muskel-)Ende des Nerven befindet, den Zustand in A g als den des extrapolaren absteigenden Anelektrotonus und den Zustand in K i als den des extrapolaren aufsteigenden Katelektrotonus. Befindet sich umgekehrt bei i das peripherische und bei g das centrale Ende, so ist A g im Zustand des aufsteigenden Anelektrotonus und K i im Zustand des absteigenden Katelektrotonus. Die Zustände des aufsteigenden An- und Katelektrotonus können nicht

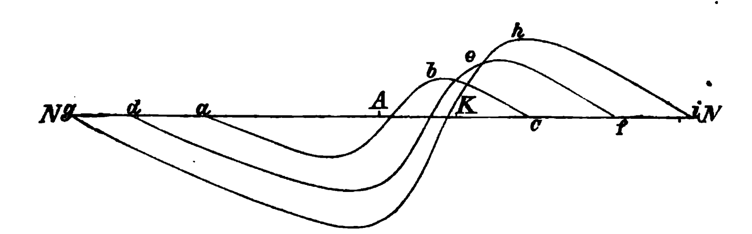


Fig. 103. Veränderungen der Erregbarkeit im Elektrotonus.

unmittelbar geprüft werden, da von der aufsteigend elektrotonisirten Stelle aus die Reizung durch die vom constanten Strom durchflossene sowie durch die im umgekehrten Sinne elektrotonisirte Stelle geleitet werden muss und daher der Effect der Reizung nicht bloss von der Reizbarkeit der wirklich gereizten Stelle, sondern auch von der Leitungsfähigkeit jenes ganzen Nervenabschnitts, durch welchen sich die Erregung zum Muskel fortpflanzt, abhängt. Beim absteigenden Elektrotonus tritt dagegen die Reizung unmittelbar aus der elektrotonisirten Strecke in den Muskel über. So kommt es, dass man nur beim absteigenden Kat- und Anelektrotonus das Gesetz der elektrotonischen Veränderungen der Reizbarkeit vollkommen ungetrübt beobachtet, während unter den aufsteigenden Veränderungen mit Sicherheit bloss die verminderte Erregbarkeit im Anelektrotonus, die erhöhte Erregbarkeit des Katelektrotonus aber nur bei schwachen Strömen zu beobachten ist. Bei stärkeren Strömen ist die Erregbarkeit scheinbar vermindert, indem die Erregung der katelektrotonisirten Stelle in Folge der Leitung durch die vom constanten Strom durchflossene und die im Anelektrotonus befindliche Nervenstrecke zum Verschwinden kommt. Ebenso erfährt das Gesetz der Zunahme der Erregbarkeit mit der Vergrösserung der intrapolaren Strecke

hinsichtlich des aufsteigenden Katelektrotonus eine scheinbare Ausnahme. Reizt man nämlich in einer constanten Entfernung oberhalb der unverrückt bleibenden Kathode des aufsteigenden Stroms, während man die Grösse der intrapolaren Strecke durch Verschieben der Anode verändert, so zeigt sich, dass nur bei den schwächsten Strömen mit der Verlängerung der intrapolaren Strecke die Zuckungsgrösse zunimmt, dass dagegen bei stärkeren Strömen von einer längeren Strecke ein geringerer Zuckungszuwachs als von einer kürzeren zu erhalten ist, ja dass zuletzt die längere Strecke Zuckungsabnahme gibt, während die kürzere noch Zuckungszunahme zeigt. Auch diese Abweichungen erklären sich unmittelbar aus der mit wachsender Stromstärke abnehmenden Leitungsfähigkeit. Die aus den angeführten Thatsachen zu erschliessende Veränderung der Leitungsfähigkeit wird durch die directe Untersuchung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Elektrotonus bestätigt. Jede Reizung pflanzt sich nämlich durch die elektrotonisirte Strecke mit verminderter Geschwindigkeit fort, und überschreitet der constante Strom eine gewisse Intensität, so wird die Leitungsfähigkeit aufgehoben.

Die Erregbarkeitsänderungen des Muskels im elektrotonischen Zustand weichen darin von denjenigen des Nerven ab, dass sie sich, wie der Elektrotonus selbst, auf die vom Strom durchflossene Muskelstrecke beschränken. Reizt man daher oberhalb oder unterhalb dieser Strecke, so findet man, dass der Strom auf die Zuckungshöhe ohne jeden Einfluss ist. Die extrapolaren Erregbarkeitsänderungen fehlen also hier vollständig. Dagegen wird die Fortpflanzung des Reizes durch die durchflossene Strecke ähnlich wie beim Nerven verzögert, mit dem Unterschiede jedoch, dass auch die Verzögerung der Leitung auf die intrapolare Strecke beschränkt ist, während sie am Nerven namentlich auf der Seite der Anode sich über dieselbe hinaus erstreckt (Bezold).

Pflüger hat zuerst die Gesetze der Erregbarkeitsänderungen im Elektrotonus mit Hülfe einer Versuchsmethode erforscht, die ein genaues Abstufen und eine grosse Constanz der Stromstärke möglich machte. Der Strom einer constanten Kette wurde in der in Fig. 93 (S. 534) schematisch dargestellten Weise mittelst der Nebenschliessung eines Rheochords abgestuft; besondere Sorgfalt war auf die Unpolarisirbarkeit der an den Nerven angelegten Elektroden verwandt. Zur Reizung wurde bald der Schliessungs- oder Oeffnungsschlag einer Inductionsvorrichtung, bald der Strom einer zweiten galvanischen Kette benützt. Einer besonderen Modification bedarf die Versuchsmethode, um auf die Untersuchung der Erregbarkeit der intrapolaren Strecke Anwendung finden zu können. Pflüger erforschte zu diesem Zweck zunächst die Abhängigkeit der totalen Erregbarkeit der intrapolaren Strecke von der Stromstärke. Er schaltete in den Kreis einer constanten Kette, deren Stromstärke wieder durch einen als Nebenschliessung benützten Rheochord abgestuft werden konnte, gleichzeitig eine Nervenstrecke und die secundäre Spirale einer Inductionsvorrichtung ein. Er liess nun abwechselnd durch Schliessung eines Stroms in der primären Spirale einen inducirten Strom durch den Nerven gehen, während der ihn durchfliessende constante Strom

bald geschlossen, bald geöffnet war. Es ergab sich hierbei, dass die totale Erregbarkeit durch schwache constante Ströme erhöht wurde, und dass diese Erhöhung allmälig bis zu einem gewissen Maximum zunahm, von da an aber wieder sank und endlich in eine Erregbarkeitsabnahme überging. Da nun nach den über die extrapolare Erregbarkeit ermittelten Thatsachen nicht angenommen werden kann, dass die Erregbarkeit in jedem Punkt der intrapolaren Strecke dieselbe sei, so war schon hiernach mit Wahrscheinlichkeit vorauszusetzen, dass, wie es die Fig. 108 versinnlicht, bei schwachen Strömen ein grösserer Theil der intrapolaren Strecke im Zustand der erhöhten Erregbarkeit und bei starken Strömen ein grösserer Theil im Zustand der verminderten Erregbarkeit sich befinde. Dies hat denn auch Pflüger durch die Prüfung der partiellen Erregbarkeit der intrapolaren Strecke thatsächlich erwiesen. Er substituirte für diesen Zweck dem elektrischen den chemischen Reiz, indem er eine ziemlich lange Nervenstrecke zwischen die Pole nahm, von derselben aus an verschiedenen Stellen ihrer Länge durch Unterschieben eines Kochsalztropfens Tetanus hervorbrachte und dann abwechselnd den Strom geöffnet und geschlossen hielt, wobei je nach dem Punkt der Reizung bald Zunahme, bald Abnahme des Tetanus eintrat. Die Veränderungen der Leitung im Elektrotonus hat endlich Bezold untersucht. Seine Angabe, dass vorzugsweise an zwei Stellen (in der Nähe der Anode und der Kathode) die Leitungsfähigkeit vermindert sei, ist von mir berichtigt worden: die stärkste Hemmung findet immer im Bereich der Anode statt; ebenso habe ich nachgewiesen, dass bei den stärksten Strömen die Hemmung nicht nur die ganze intrapolare Strecke einnimmt, sondern auch über die Kathode sich ausbreitet. In neuester Zeit hat Bernstein behauptet, in der anelektrotonischen Strecke würden durch maximale Reize stärkere Wirkungen ausgelöst als in der katelektrotonischen, und er hat daher den Satz aufgestellt: im Anelektrotonus sei zwar die Auslösung der Erregung erschwert, das Erregungsmaximum aber vergrössert; im Katelektrotonus verhalte es sich umgekehrt. Hierauf hat B. eine Theorie des Elektrotonus gegründet, welche ebenso wie die thatsächliche Angabe, auf die sie sich gründet, von Hermann bestritten wurde *).

b) Nachwirkungen des Elektrotonus. Der elektrische Strom führt, wenn er einige Zeit geschlossen bleibt, einen Zustand des Nerven herbei, in welchem dieser auf die Schliessung des Stromes, der ihn durchflossen hat, nicht mehr mit Erregung antwortet, wogegen die Unterbrechung desselben eine starke, meistens anhaltende Erregung zur Folge hat, welche verstärkt wird oder von neuem eintritt, wenn der entgegengesetzt gerichtete Strom geschlossen wird, und abnimmt oder ausbleibt, wenn derselbe geöffnet wird. Diese Nachwirkung des Elektrotonus hat man als Modification durch den constanten Strom (Ritter) oder auch als Volta'sche Alternative bezeichnet.

---

*) Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, 1859. v. Bezold, Untersuchungen über die elektrische Reizung der Nerven und Muskeln, 1861. Wundt, Mechanik der Nerven, 1871. Bernstein, Hermann, Pflüger's Archiv Bd. 8.

Das Gesetz der Modificationen ist schon von Ritter und Volta festgestellt worden. Der erste Schritt zu seiner Erklärung ist durch die Untersuchungen Pflüger's geschehen, vollständig ist aber dieselbe erst durch die von mir nachgewiesenen Beziehungen zum Verlauf der Erregungsvorgänge und zum Zuckungsgesetz geliefert. Der erste Theil der bei der Modification sich kundgebenden Veränderungen, der Eintritt der Oeffnungszuckung und das Ausbleiben der Schliessungszuckung des modificirenden Stromes, bedeutet nämlich offenbar nichts anderes, als dass der schwächere Strom nach längerer Zeit die nämliche Veränderung herbeiführt, welche der starke Strom sogleich erzeugt. Jeder Strom bewirkt mit der Zeit eine Veränderung, bei der die hemmenden den erregenden Kräften überlegen sind. Je stärker aber die Schliessungshemmung, um so energischer wird ihre Ausgleichung bei der Oeffnung, welche sich in der Bewegung der Hemmung gegen die Kathode hin kundgibt. Die obige Formulirung des Gesetzes der Modificationen enthält daher das wichtige Princip, dass unter gewissen Bedingungen Stromstärke und Stromesdauer in ihrer Wirkung auf den Nerven einander äquivalent sind. Da aber die hemmenden Wirkungen mit der Stärke und Dauer des Stroms in viel stärkerem Maasse wachsen, so kann der schwache Strom von kürzerer Dauer nicht mehr einen geringeren Grad derjenigen Wirkung herbeiführen, welche der schwache Strom von längerer oder der starke von kurzer Dauer hat, sondern die äussern Erscheinungen bieten nun ein gegensätzliches Verhalten dar. Die Veränderung durch den starken Strom verschwindet meistens sehr kurze Zeit nach seiner Einwirkung; die Veränderung durch den schwachen bleibt längere Zeit zurück, was sich in dem Verhalten des Nerven gegen den Strom der entgegengesetzten Richtung verräth. Dies hat darin seinen Grund, dass die durch schwache Ströme erzeugte anodische Schliessungshemmung, wie sie langsam entsteht, so nur langsam wieder verschwindet. Hat der schwache Strom erst kurze Zeit eingewirkt, so bleibt in Folge dessen die aufsteigende Oeffnungszuckung ganz aus. Hat er lange Zeit eingewirkt, so hat sich die Hemmung in so grosser Stärke angesammelt, dass ihre Ausgleichung von einer Erregung begleitet sein muss. Aber trotzdem erfolgt auch hier die Ausgleichung langsam: sie verräth sich daher nicht in einer einzelnen Zuckung, sondern in einem Tetanus (Ritter'scher Tetanus), welcher durch die Schliessung des absteigenden Stromes verstärkt wird, weil dieser zu der Erregung, welche durch das Weichen der Hemmung bewirkt wird, noch die gewöhnliche Schliessungserregung hinzufügt und möglicher Weise ausserdem das Entladen der Hemmung beschleunigt. Wird aber der Strom abermals aufsteigend geschlossen, so stellen sich die Hemmungen an der Anode wieder her, und die durch die Ausgleichung hervorgerufene Erregung wird unterdrückt. Mit dieser langsamen Ausgleichung der Hemmungen stehen wahrscheinlich die zeitlichen Verhältnisse der Erregbarkeitsschwankungen des modificirten Nerven im Zusammenhang. In dem Augenblick, wo die Modification Platz greift, nimmt die extrapolare Hemmungswelle ausserordentlich an Geschwindigkeit zu, bis sie bei dem Ausbleiben der Schliessungszuckung momentan mit der Schliessung über die ganze extrapolare Strecke sich ausbreitet. Diese Erscheinung lässt kaum anders sich deuten, als dass der modificirte Nerv in seiner ganzen Länge im selben Sinne wie die intrapolare Strecke verändert ist, und dass, sobald dieser Zustand eingetreten, die Ausgleichung oder Wiederherstellung der intra-

polaren Hemmungen immer auch gleichzeitig von der Ausgleichung oder Wiederherstellung der extrapolaren Hemmungen begleitet wird.

Beim Muskel sind die Nachwirkungen ebenso wie die unmittelbaren Wirkungen des Elektrotonus auf die vom Strom durchflossene Strecke beschränkt. Nach der Oeffnung eines constanten Stromes, der längere Zeit den Muskel durchflossen hat, geräth derselbe in eine dauernde Zusammenziehung, die nur langsam sich wieder ausgleicht. Schliessung des entgegengesetzt gerichteten Stromes verstärkt diese Zusammenziehung, Schliessung des gleich gerichteten hebt sie auf (Wundt)*).

2) Erregbarkeitsänderungen durch kurz dauernde Reize. Ein einzelner instantaner Reiz (Stromstoss, mechanische Erschütterung) hinterlässt nur eine rasch abklingende Aenderung der Erregbarkeit. Dauerndere Veränderungen der letzteren können nur hervorgebracht werden, wenn viele instantane Reize auf einander folgen und ihre Wirkungen summiren. Die Art der Veränderung ist dann wesentlich abhängig von der Schnelligkeit der Aufeinanderfolge. Häufen sich die Reize so, dass der Muskel tetanisch contrahirt bleibt, oder dass ihm zwischen je zwei Zuckungen nur eine kurze Zeit der Erholung bleibt, so sinken die Contractionskräfte rasch, die Contraction nimmt daher ab, indem Nerv und Muskel ermüden. Bestehen dagegen zwischen den einzelnen Reizungen grössere Pausen, so kann (namentlich wenn der Stromstoss die absteigende Richtung hat), da jeder folgende Reiz erhöhte Erregbarkeit als Nachwirkung des ihm vorausgegangenen vorfindet, diese Wirkung durch die weiter folgenden Reize cumulirt werden, so dass die Zuckungshöhen fortwährend wachsen. Schliesslich nimmt aber auch hier durch Erschöpfung des Nerven die Erregbarkeit ab. Die Modification durch kurz dauernde Reize ist somit das Resultat der entgegengesetzten Wirkungen der Ermüdung und des Abklingens der Erregung als gesteigerte Erregbarkeit **).

3) Erniedrigung der Temperatur steigert die Reizbarkeit, vermindert aber die Zuckungshöhe, während die Zuckungsdauer verlängert wird; nur wenn die Kälte sehr rasch eintritt, geht diesem Sinken ein kurzes Stadium erhöhter Erregbarkeit oder selbst Erregung voraus. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ist bedeutend herabgesetzt. Den entgegengesetzten Einfluss hat Temperaturerhöhung bis zu etwa 40° C.; bei noch weiterer Erwärmung erfolgt, um so früher je rascher sie eintritt, Wiedersinken der Reizbarkeit; bei 65° wird diese fast augenblicklich vernichtet.

---

*) Pflüger, a. a. O. Heidenhain, Archiv f. physiol. Heilk., Bd. 1. Wundt, ebend. Bd. 2 u. Mechanik der Nerven, 1. Rosenthal, Ztschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 4. Die ältere Literatur vergl. bei du Bois-Reymond, Untersuchungen Bd. 1.

**) Wundt, Archiv f. Anat. u. Phys. 1859 und 1861.

4) Unter den chemischen Agentien veranlassen die meisten, die als Reizmittel auf den Nerven oder Muskel wirken, nach kürzerer oder längerer Zeit ein Erlöschen der Erregbarkeit, so die Alkalien, Säuren, die concentrirten Lösungen der neutralen Alkalisalze; schwächere Lösungen der letzteren, die der Concentration des Blutserums nahe stehen, haben entweder keinen merklichen Einfluss, oder sie erhöhen, wahrscheinlich in Folge der Wasserentziehung, vorübergehend die Erregbarkeit, so z. B. Kochsalzlösung, Salpeter und wahrscheinlich noch andere Salze. Manche Stoffe, die gewöhnlich nicht als Reize wirken, wie das reine Wasser und einige schwere Metallsalze, machen trotzdem bald die Erregbarkeit sinken. Vorübergehend erhöht wird die letztere durch Wasserverlust oder Wasseraufnahme, durch schwache Säuren und Ammoniak (Ranke). In vielen Fällen ist bei den chemischen Einwirkungen der Schwund der Erregbarkeit bleibend, in andern, namentlich wenn die Nervensubstanz chemisch weniger alterirt wird, kann derselbe durch Einwirkungen entgegengesetzter Art wieder aufgehoben werden: so stellt sich z. B. die durch Wasserimbibition herabgesetzte Erregbarkeit bei der Verdunstung des Wassers oder bei der Einwirkung einer Salzlösung von mässiger Concentration wieder her.

Den chemischen Agentien können wir gewisse Gifte anreihen, die man wegen ihrer besondern Einwirkung auf die Erregbarkeit der Nerven als specifische Nervengifte zu bezeichnen pflegt. Die meisten dieser Gifte alteriren jedoch hauptsächlich die Centralapparate, indem sie die Reizempfänglichkeit derselben bald erhöhen, bald erniedrigen, wie z. B. Strychnin, Opium, Blausäure, Chloroform u. s. w. Von der Wirkung derselben werden wir daher erst bei der Function der Centralorgane zu handeln haben. Hier bleiben uns nur solche Gifte zu betrachten, welche auf die Erregbarkeit der Nervenfaser selbst verändernd einwirken. Zu ihnen gehört vor allen das Curare (amerikanisches Pfeilgift), welches, wie Bernard entdeckte, die Eigenschaft besitzt, die Reizempfänglichkeit der Nervenfaser bedeutend zu schwächen und schliesslich ganz zu vernichten, während die Reizbarkeit der Muskelfaser nahezu ungeändert bleibt. Der Grund dieser Erscheinung scheint zunächst nicht in einer wirklichen Abtödtung der Nerven zu liegen, da die elektromotorischen Eigenschaften derselben nicht verloren gehen, dagegen wird die Leitungsfähigkeit der Nervenfasern zuerst vermindert und dann gänzlich aufgehoben, was sich an der dem Erlöschen der Erregbarkeit vorangehenden Verminderung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit kundgibt (Bezold); war die Vergiftung nicht zu intensiv, so stellt sich allmälig die Erregbarkeit wieder her. Aus dem Einfluss auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit erklärt sich auch die Verschiedenheit der Wirkung des Giftes auf die Nerven- und die Muskelfaser. Bei der Muskelfaser handelt es sich immer nur entweder um Fortpflanzungen des Reizes über sehr kleine Entfernungen oder um Contractionen der vom Reize selbst getroffenen Muskelstrecken. Die ersteren werden erst sehr spät, die letzteren niemals durch die Hemmung der Fortpflanzungsfähigkeit beeinträchtigt. Aehnlich dem Curare wirken Coniin sowie nach Fraser und Brown gewisse Strychninverbindungen (Jodmethylstrychnin, Jodäthylstrychnin u. a.). Entgegengesetzt verhält sich aber nach Bezold das

Veratrin, das zunächst einen Zustand erhöhter Erregbarkeit erzeugt, ähnlich demjenigen, wie er öfter bei der Modification durch kurz dauernde Ströme eintritt, wobei ein momentaner Reiz einen länger dauernden Tetanus hervorruft; später sinkt dann allmälig die Reizbarkeit*).

5) Als ein besonderer Fall der Erregbarkeitsänderungen durch chemische Einflüsse sind die Veränderungen der Erregbarkeit beim Absterben der Nerven zu betrachten. Dieselben schreiten nach einem von Ritter und Valli gefundenen Gesetze im Nerven, so lange er mit dem Centralorgan in Verbindung bleibt, von seiner Endigung im Centralorgan gegen seine Peripherie fort und bestehen im Allgemeinen in einer allmäligen Abnahme der Erregbarkeit. Wird ein Nerv durchschnitten, so beginnt das Absterben an dem durchschnittenen Querschnitt: es besteht aber dann die Veränderung zunächst in einer von dem Querschnitt ausgehenden Erhöhung der Erregbarkeit, die erst langsam der Verminderung derselben Platz macht. Während des Stadiums erhöhter Erregbarkeit nimmt bei gleichbleibender Reizstärke die Zuckungshöhe, die Zuckungsdauer und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu; während des dann folgenden Stadiums abnehmender Erregbarkeit verzögert sich dagegen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit und wird neben der Zuckungshöhe meist auch die Zuckungsdauer verkürzt. Mit dem Sinken der Erregbarkeit nimmt ferner die Zeitdauer, die ein elektrischer Strom besitzen muss, um erregend zu wirken, beträchtlich zu, so dass während eines späteren Stadiums des Absterbens Inductionsschläge nicht mehr erregend wirken, während constante Ströme, selbst wenn sie von geringerer Intensität sind, noch Zuckung bewirken (Neumann). Dieselbe Erscheinung wird an gelähmten Muskeln (Baierlacher) und nach der Curarevergiftung beobachtet. Reizt man den absterbenden Nerven mit Stromstärken, welche das erste Stadium des Zuckungsgesetzes (S. 533) ergeben, so findet man, dass allmälig bei constant bleibender Stromstärke das zweite und endlich das dritte Stadium sich einstellt. Dieses Zuckungsgesetz des absterbenden Nerven erklärt sich unmittelbar aus den eben erörterten Veränderungen der Erregbarkeit. War nämlich während des Zusammenhangs mit dem lebenden Organismus die Erregbarkeit durch die der Abscisse N N' parallele a b ausgedrückt (Fig. 104), wo N einen vom Muskel entfernteren, N' einen ihm näheren Punkt des Nerven bedeutet, so wird sie nach Anlegung eines Querschnitts bei N durch die nach N' hin convex abfallende Linie c b dargestellt. In einem späteren Stadium sinkt die Erregbarkeit bei N und steigt dafür gegen N' hin (d e). In einem letzten Stadium endlich ist die

*) Bernard, leçons sur les effets des substances toxiques, Paris 1857. Kölliker, Archiv f. path. Anatomie Bd. 10. v. Bezold, Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1860, und Untersuchungen aus dem Würzburger physiol. Institut, 1867. Fraser and Brown, journ. anat. phys. 1868.

Erregbarkeit bei N fast auf Null herabgesunken und hat bei N′ noch weiter zugenommen (fg). Sind nun A und K Anode und Kathode eines constanten Stroms, so sieht man leicht, dass im 1. Stadium die Elektrode K stärker wirken muss als A, umgekehrt im 3. Stadium A stärker als K, während im 2. Stadium beide Wirkungen einander annähernd gleich sind. Da aber die Schliessungsreizung nach S. 547 u. f. vorzugsweise an der Kathode und die Oeffnungsreizung vorzugsweise an der Anode erfolgt, so heisst dies: bei aufsteigendem Strom erfolgt im 1. Stadium des Absterbens nur Schliessungszuckung, im 2. Schliessungs- und Oeffnungszuckung, im 3. nur Oeffnungszuckung; umgekehrt verhält es sich bei absteigendem Strom (Bezold und Rosenthal).

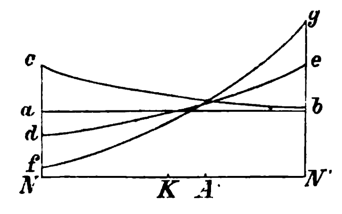


Fig. 104. Erregbarkeitsänderungen beim Absterben des Nerven.

Die Ursachen der Erregbarkeitsänderungen beim Absterben der Nerven sind unbekannt. Ihr Zusammenhang mit andern Reizerscheinungen ist vielfach Gegenstand der Controverse gewesen. So führte Heidenhain das von Pflüger gefundene Anschwellen der Reizung bei der Fortpflanzung derselben (S. 544) auf die anfänglich höhere Erregbarkeit der Stellen nahe dem Nervenquerschnitt zurück. Hiergegen spricht aber, dass man die stärkere Zuckung von der centraleren Nervenstelle aus an vollkommen frischen, mit dem Rückenmark in Zusammenhang gebliebenen Nerven erhalten kann. Auch der Umstand, dass an solchen Nerven die Curve der Erregbarkeit in der Regel nicht continuirlich von oben an gegen den Muskel hin sinkt, sondern dass sich in der Mitte eine oder auch mehrere Knickungsstellen derselben vorfinden, spricht nicht gegen das Anschwellen der Reizung, da sehr wohl andere Einflüsse neben diesem hergehen können, welche jene Unregelmässigkeiten der Curve bedingen. Auf solche Einflüsse deutet namentlich die Thatsache, dass an den Nerven gewisse durch anatomische Eigenthümlichkeiten ausgezeichnete Punkte vorkommen, welche eine höhere Erregbarkeit als ihre Umgebung besitzen: ein solcher Punkt ist z. B. die Stelle am Ischiadicus des Frosches, wo im obern Drittel des Oberschenkels ein Zweig von demselben abgeht (Budge, Heidenhain). Nach Munk soll das Zuckungsmaximum am frischen Ischiadicus auf allen Punkten seiner Länge gleich sein, dann aber allmälig im Sinne der oben erwähnten Erregbarkeitsänderungen verschieden werden. Auch hieraus lässt sich aber keine bestimmte Folgerung ziehen, da die vorausgesetzte Identität des Zuckungsmaximums mit dem Erregungsmaximum des Nerven nicht erwiesen ist.

Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass man selbstverständlich bei allen Untersuchungen, welche die Modification der Nerven durch elektrische Ströme und andere Einflüsse betreffen, die Erregbarkeitsänderungen in Folge des Absterbens mit in Rechnung zu ziehen hat. Es geschieht dies, wo nicht an und für sich die letzteren ausgeschlossen sind, durch Parallelbeobachtungen an übereinstimmenden Präparaten, von denen das eine den sonstigen modificirenden Einflüssen, das andere dem blossen Einfluss des Absterbens ausgesetzt ist*).

*) Bezold und Rosenthal, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1859. Munk, ebend. 1860 und 1862. Wundt, ebend. 1862. Heidenhain

B. Innere Vorgänge der Nerven- und Muskelthätigkeit.

§. 101. Elektrische Vorgänge.

Jede Thätigkeit der Nerven oder Muskeln ist mit einer Abnahme der nach aussen wirksamen elektromotorischen Kräfte verbunden. Man bezeichnet diese Erscheinung als negative Schwankung des Nerven- und Muskelstroms.

Die negative Schwankung beginnt in sehr kurzer Zeit nach der Reizung, und sie verläuft weit schneller als der Erregungsvorgang. Bei der Reizung eines Muskelnerven fällt sie noch vollständig in das Stadium der latenten Reizung. In der Regel ist sie nur eine relative, d. h. sie besteht in einer blossen Abnahme des ursprünglichen Nerven- oder Muskelstroms; bei der Ableitung von Oberfläche und natürlichem Querschnitt kann sie aber eine absolute sein, d. h. in einer wirklichen Umkehr der Stromesrichtung bestehen (du Bois). Die negative Schwankung pflanzt sich in dem Nerven mit derselben Geschwindigkeit (von etwa 28 Met.) fort wie die Erregung, und sie zeigt sich gleich dieser beim Elektrotonus im Bereich der Kathode verstärkt, im Bereich der Anode geschwächt; im Muskel bewegt sich die negative Schwankung, gleich der Erregung, weit langsamer, mit einer mittleren Geschwindigkeit von nur 3 Met. in der Sec. (Bernstein).

Die negative Schwankung ist ein von dem elektrotonischen Zustand verschiedener Vorgang. Sie tritt bei allen Formen der Reizung ein, während der elektrotonische Zustand nur bei elektrischen Reizen vorkommt. So zeigte du Bois, dass sie nicht nur die mechanische und chemische Reizung des Nerven, sondern auch die reflectorische oder willkürliche Innervation begleitet. Bei der Reizung des Nerven mit rasch auf einander folgenden elektrischen Schlägen ist die negative Schwankung neben dem Elektrotonus zu beobachten, und der Erfolg am Galvanometer ist von der Richtung der einzelnen Stromstösse abhängig, indem, wenn diese so gerichtet sind, dass sie positive Phase erzeugen, entweder nur eine schwache Abnahme oder sogar noch eine kleine Zunahme des Nervenstroms eintritt, während durch die negative Phase die negative Schwankung erheblich verstärkt wird. Ziemlich frei von diesen Einflüssen des Elektrotonus erhält man die negative Schwankung nur dann, wenn man den Nerven mit abwechselnd gerichteten Stromstössen tetanisirt, so dass sich die beiden Phasen des Elektrotonus nahezu compensiren. An dem durch Reizung seines Nerven in Tetanus versetzten Muskel fällt diese Vermengung mit dem Elektrotonus natürlich vollständig weg, da der Elektrotonus sich nicht vom Nerven auf den Muskel fortpflanzt.

Die negative Schwankung bei tetanischer Reizung setzt sich aus einer sehr grossen Zahl von Einzelwirkungen, nämlich aus den während der Dauer

---

u. Pflüger, allg. med. Centralztg. 1859. Budge, Archiv f. path. Anatomie Bd. 18 u. 28.

des Tetanus rasch auf einander folgenden einzelnen Schwankungen der elektromotorischen Kraft, zusammen. Ueber den Verlauf dieser Einzelschwankungen lässt sich aus dem Totaleffect auf das Galvanometer natürlich nicht schliessen. Um hierüber Aufschluss zu erhalten, ist es erforderlich, die einzelne Schwankung in kleinere Zeittheilchen zu zerlegen und die in jedem dieser Zeittheilchen vorhandene Richtung und Grösse des Stroms gesondert zu ermitteln. Dies geschieht dadurch, dass man den Nervenstrom nicht während des ganzen Verlaufs der durch einen tetanisirenden Reiz hervorgebrachten negativen Schwankung durch das Galvanometer sendet, sondern nur während kleiner Zeittheilchen, die jedesmal durch gleiche Intervalle getrennt sind, aber sich in verschiedenen Versuchen in einem verschiedenen Zeitabstand von den Momenten der Reizung befinden. Werden z. B. (Fig. 105) durch t_1, t_2 ... die Zeitpunkte der in gleichen Zwischenräumen einander folgenden Einzelreize bezeichnet, welche die tetanisirende Reizung zusammensetzen, so leitet man in einem ersten Versuch während der Zeittheilchen d', d' ..., in einem zweiten während der Zeittheilchen d'', d'' ... u. s. w. den Nervenstrom in das Galvanometer ab. Es ist klar, dass man auf diese Weise

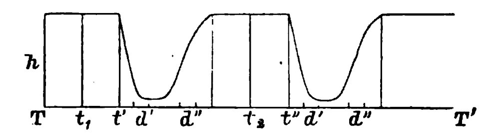


Fig. 105. Verlauf der negativen Schwankung.

durch successive Verschiebung derjenigen Zeittheilchen, in denen der Nervenstrom durch das Galvanometer geht, gegen die Momente der Reizung den ganzen Verlauf der negativen Schwankung vollständig zu analysiren vermag. Das für die Ausführung dieser Versuche zuerst von Bernstein benützte Instrument, das Differential-Rheotom, besteht im Wesentlichen aus einem zwischen stählernen Spitzen mit gleichförmiger Geschwindigkeit rotirenden horizontalen Rade, an dessen Speichen die zur Reizung sowie zur Ableitung des Nerven- oder Muskelstroms dienenden Vorrichtungen angebracht sind. Eine der Speichen trägt nämlich eine nach abwärts gekehrte Stahlspitze p, welche, sobald sie den Spiegel eines darunter stehenden Hg-Näpfchens streift, einen momentanen Reiz auslöst. Indem bei der raschen Rotation des Rades diese Reizungen einander sehr schnell folgen, entsteht ein Tetanus. Eine andere der Radspeichen trägt zwei ähnliche Stahlspitzen p_1 und p_2, unter denen sich ebenfalls Hg-Näpfchen q_1 und q_2 befinden, welche beliebig gegen einander verstellt werden können. Durch die Spitzen p_1 und p_2 wird die Ableitung des Nervenstroms nach dem Galvanometer bewirkt, und die Zeit, während deren der Nervenstrom durch das Galvanometer geht, wird durch die Verstellung der beiden Näpfchen gegen einander variirt. Ausserdem kann durch Verstellung der Spitzen p_1 und p_2 gegen p die Zeit zwischen der Reizung und der Ableitung des Nervenstroms variirt werden. Auf diese Weise hat Bernstein ermittelt, dass die durch wiederholte Reizungen ausgelöste negative Schwankung des von der Oberfläche und dem künstlichen Querschnitt abgeleiteten Nervenstroms in der durch Fig. 105 dargestellten Form verläuft. Wird die Grösse des ruhenden Nervenstroms durch die auf der

Abscisse der Zeiten T T' errichtete Ordinate h dargestellt, so verfliesst nach einer im Zeitpunkt t_1 vollführten instantanen Reizung eine kurze Zeit t_1t', während deren der Strom in der abgeleiteten Stelle auf der Höhe h verbleibt. Die Grösse t_1t' ist von der Entfernung der abgeleiteten von der gereizten Stelle abhängig: sie entspricht dem oben erwähnten Werth der Fortpflanzungsgeschwindigkeit. Im Zeitpunkt t' beginnt dann der Nervenstrom abzunehmen, sinkt bei schwachen Erregungen bis in die Nähe der Abscissenlinie, bei starken Erregungen sogar bis unter dieselbe, indem er sein Zeichen umkehrt, um dann etwas langsamer wieder auf die Höhe h anzuwachsen. Folgt der Reizung bei t_1 ein zweiter dem ersten gleicher instantaner Reiz in einem Zeitpunkt t_2, so tritt nach einer Dauer $t_2t'' = t_1t'$ wieder eine ähnliche Schwankungscurve auf, u. s. f. Ebenso verhält sich der Verlauf der negativen Schwankung des Muskels, wenn in einiger Entfernung von der gereizten Stelle der Muskelstrom abgeleitet wird, nur sind hier die Zeiten t_1t', t_2t'' grösser, entsprechend dem grösseren Werth der Fortpflanzungsgeschwindigkeit; der Verlauf der Einzelschwankung ist beendet, bevor noch die Contraction bis zu der abgeleiteten Stelle vorgeschritten ist. Die negative Schwankung verläuft hiernach im Nerven und im Muskel in der Form einer Welle. Die Zeit, welche jeder Punkt des Nerven vom Beginn der negativen Schwankung bis zur Wiederherstellung des ruhenden Nervenstroms braucht (die Schwingungsdauer) ist nach Bernstein 0,00055 Sec., beim Muskel ist die Zeit grösser, sie beträgt etwa 0,0033 Sec. Aus dieser Zahl und aus den Werthen für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ergibt sich, dass die Länge der negativen Schwankungswelle im Nerven ungefähr 19 Mm., im Muskel 10 Mm. beträgt.

In einzelnen Fällen kommt am Muskel statt der negativen eine positive Schwankung, also eine Zunahme des Stroms während der Reizung, zur Beobachtung. Solche positive Schwankungen hat zuerst Meissner beobachtet; und sie sind dann von Holmgren am Gastrocnemius näher untersucht worden. Auch H. zerlegte, nach einer übrigens andern Methode als Bernstein, die Zeit der Schwankung des Muskelstroms in ihre einzelnen Stadien. Er fand, dass der vom Gastrocnemius des Frosches abgeleitete Strom zuerst während des Stadiums der latenten Reizung eine kurz dauernde negative Schwankung zeigt, auf welche dann während der Contraction eine etwas länger dauernde positive Schwankung folgt; als Nachwirkung der Contraction soll hierauf abermals eine negative Schwankung sich einstellen. Diese letztere konnten weder S. Mayer noch du Bois-Reymond beobachten; wohl aber bestätigten dieselben die der negativen folgende positive Schwankung, die sie jedoch an andern regelmässiger gebauten Muskeln nicht auffinden konnten. Du Bois führt daher diese Erscheinung auf den eigenthümlichen Bau des musc. gastrocnemius zurück. Indem nämlich dieser Muskel am Knie und an der Ferse mit einem Sehnenspiegel endet, resultirt der von demselben abgeleitete Strom immer aus zwei entgegengesetzten Strömen. Wenn nun die negative Schwankung des Stroms zwischen der Oberfläche und der Kniesehne später eintritt und länger andauert als diejenige zwischen Oberfläche und Achillessehne, so wird die negative Schwankung jenes ersteren Stromes in Bezug auf den letzteren zunächst in Rücksicht gezogenen Strom als positive Schwankung erscheinen. Die Grösse der negativen Schwankung des Muskelstroms fand du Bois im Maximum $=$ 0,4 der ursprünglichen Kraft. Relativ grösser als zwischen Oberfläche und

künstlichem Querschnitt ist sie zwischen jener und dem natürlichen Querschnitt, so lange dessen parelektronomische Schichte erhalten blieb; sie kann hier bis zur völligen Umkehr des Stromes gehen. Schon hieraus wird es wahrscheinlich, dass die Parelektronomie zur negativen Schwankung in einer Beziehung steht. Dies ergibt sich in der That auch aus den weiteren Ermittelungen von du Bois. Die negative Schwankung hinterlässt nämlich eine terminale Nachwirkung, welche darin besteht, dass der elektrische Gegensatz zwischen Oberfläche und natürlichem Querschnitt, welcher im Ruhezustand vorhanden war, nach dem Aufhören der Reizung nicht momentan sondern allmälig sich wiederherstellt. Diese Art der Nachwirkung fehlt völlig, wenn der natürliche durch einen künstlichen Querschnitt ersetzt wurde, und sie lässt sich daher augenscheinlich darauf zurückführen, dass jede an der Sehne des Muskels anlangende Contractionswelle die hier vorhandene Parelektronomie verstärkt. Dies vorausgesetzt liegt es aber offenbar nahe anzunehmen, dass die Parelektronomie überhaupt aus der negativen Schwankung entstehe, dass also der frische Muskel nur desshalb nahezu oder völlig stromlos gefunden werde, weil sich durch zuvor in ihm abgelaufene Contractionswellen ein gewisses Maass terminaler Nachwirkung angesammelt hat. Am künstlichen Querschnitt wird wahrscheinlich desshalb keine terminale Nachwirkung auftreten, weil die hier entstehende parelektronomische Schichte sogleich wieder durch Zersetzung zerstört wird. Ausser der terminalen hinterlässt die negative Schwankung auch eine schwächere und kürzer dauernde innere Nachwirkung. Diese ist in der ganzen Länge des Muskels und auch am künstlichen Querschnitt nachzuweisen. Sie entsteht, wie Herm. Roeber gefunden hat, durch die die Contraction begleitende Säurebildung und lässt daher durch Einspritzen neutralisirender Lösungen in die Gefässe des Muskels sich heben. Man könnte geneigt sein aus diesem Einfluss der Säurebildung auf den Muskelstrom die negative Schwankung überhaupt abzuleiten. In der That ist dies von Roeber geschehen, und ähnlich nimmt Hermann, conform seiner Hypothese über die Entstehung des Nerven- und Muskelstroms (S. 513), an, die negative Schwankung entspringe dadurch, dass im thätigen Muskel die nämliche Veränderung vor sich gehe wie im absterbenden, daher der elektrische Gegensatz zwischen der absterbenden Schichte des Querschnitts und der übrigen Oberfläche des Muskels in diesem Fall sich vermindere. Gegen diese Auffassungen ist aber von du Bois-Reymond geltend gemacht worden, dass sich aus denselben das Verhalten des natürlichen Querschnitts und die terminale Nachwirkung nicht erklären lassen.

Auf die von Bernstein beobachtete Zunahme der negativen Schwankung im Katelektrotonus, ihre Abnahme im Anelektrotonus hat Hermann eine Erklärung des in §. 100 (S. 558 f.) besprochenen Verhaltens der Reizbarkeit im Elektrotonus gegründet, welche mit seiner auf S. 522 erwähnten Theorie des Elektrotonus im Zusammenhang steht. Er nimmt nämlich an, dass nicht eigentlich die Erregbarkeit in den elektrotonisirten Stellen auf einen höheren oder niedrigeren Werth eingestellt, sondern dass die Erregung selber, während sie sich im Nerven fortpflanzt, in ihrer Grösse verändert werde. Demgemäss glaubt er alle Erscheinungen aus dem Satze erklären zu können: die Nervenerregung nimmt beim Uebergang zu stärker positiv oder schwächer negativ polarisirten Seiten an Grösse zu, im entgegengesetzten Falle ab.

Dass die negative Schwankung des Muskels nicht von seiner Gestaltänderung bei der Zusammenziehung herrührt, bewies du Bois, indem er

den Muskel so ausspannte, dass er an jeder Gestaltänderung verhindert war; bei Reizung des Nerven wurde trotzdem die negative Schwankung beobachtet. Meissner suchte den Erfolg der Gestaltänderungen zu eliminiren, indem er die Wirkung der Dehnung und der Zusammendrückung ohne Reizung untersuchte: er fand bei jener in der Regel positive, bei dieser negative Schwankung; die positive Schwankung bei der Dehnung fand du Bois meistens bestätigt, die Resultate der künstlichen Zusammendrückung bestritt er aber wegen der Schwierigkeit, eine solche ohne eintretende Faltungen und Unregelmässigkeiten der Gestalt, welche auf den abgeleiteten Strom von Einfluss sein müssen, herzustellen. Endlich hat Lamansky die Abhängigkeit der negativen Schwankung von der Spannung des Muskels studirt. Er fand, dass die Grösse der negativen Schwankung mit der Belastung zu- und dann bei den stärksten Belastungen wieder abnahm; letzteres mag von der oben erwähnten positiven Schwankung herrühren, welche die Dehnung begleitet. Ferner fiel die negative Schwankung grösser aus, wenn der Muskel schon vor der Contraction belastet war, als wenn das Gewicht erst während der Zusammenziehung einwirkte. Eine Zunahme der negativen Schwankung mit der Stärke des Reizes hat J. J. Müller constatirt.

Die negative Schwankung des Muskelstroms lässt ausser mit dem Galvanometer auch mit dem stromprüfenden Froschschenkel sich nachweisen. Jede instante Erregung des Muskels von seinem Nerven aus bewirkt an einem stromprüfenden Schenkel, dessen Nerv in wirksamer Anordnung (Längs- und Querschnitt berührend) über den zuckenden Muskel ausgebreitet ist, eine secundäre Zuckung. Ein durch schnell auf einander folgende Reize hervorgerufener Tetanus ruft einen secundären Tetanus hervor. Hieraus ergibt sich schon, dass der elektrische Vorgang in dem tetanisch gereizten Muskel kein continuirlicher ist, sondern aus einer Menge einzelner Stromschwankungen besteht. Am Galvanometer erzeugt der Tetanus sowohl des Muskels wie des Nerven trotzdem eine dauernde Abnahme der Ablenkung, weil der Magnet wegen seiner Trägheit den einzelnen Stromesschwankungen nicht zu folgen vermag und daher nur ihre resultirende Wirkung anzeigt. Für den Nerven ist daher auch die Discontinuität der Schwankung ursprünglich nur aus der Analogie mit dem Muskel erschlossen worden. Denn es ist zwar möglich durch Berührung von Längs- und Querschnitt des Nerven mit dem stromprüfenden Froschschenkel bei eintretender elektrischer Nervenreizung secundäre Zuckung und secundären Tetanus hervorzurufen, aber diese rühren nachweisbar vom elektrotonischen Zustand und nicht von der negativen Schwankung her, denn sie treten auch ein, wenn man den stromprüfenden Nerven unwirksam (auf symmetrische Punkte zum Aequator) auflegt, und ihre Stärke ist, wie die des elektrotonischen Zuwachses, abhängig von der Entfernung der abgeleiteten von der gereizten Stelle. Durch mechanische, chemische und thermische Reize aber hat noch keine secundäre Zuckung vom Nerven aus erhalten werden können. Es scheint hiernach, dass überhaupt die negative Schwankung des Nervenstroms zu schwach ist, um eine secundäre Erregung zu bewirken, jedenfalls wird sie durch die Wirkung des elektrotonischen Zuwachses bedeutend übertroffen *).

---

*) Meissner, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 12 u. 15. Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang, 1871. Du Bois-Reymond, Abhand-

§. 102. Thermische Veränderungen der thätigen Muskeln.

Jeder Muskel entwickelt während seiner Thätigkeit Wärme. Nach einem 10 Min. andauernden Tetanus durch intermittirende Nervenreizung zeigt der Wadenmuskel des Frosches eine Temperaturerhöhung von 0,073—0,119° C. (Thiry und Meyerstein); im Säugethiermuskel wird unter gleichen Umständen die Wärme um mehrere Grade (bis zu 5° und darüber) gesteigert (Billroth und Fick). Sogar ein instantaner Reiz auf den Nerven des mit einer Thermosäule in Berührung gebrachten Froschmuskels bewirkt an einem empfindlichen Thermomultiplicator einen positiven, eine vorübergehende Wärmeerhöhung andeutenden Ausschlag (Heidenhain). Die Wärmeentwicklung des thätigen Muskels ist abhängig: 1) von seiner Spannung. Mit der Zunahme der Spannung wächst die Wärmeentwicklung. Ein Muskel, der so stark gespannt wird, dass er sich nicht mehr contrahiren kann, entwickelt daher, wenn die Reizbarkeit und die Stärke des Reizes constant bleiben, das Maximum der Wärme (Béclard, Heidenhain). 2) Von der Arbeit. Ein Muskel, der ein Gewicht hebt, überträgt keine Arbeit dauernd nach aussen, da die Arbeit, welche er bei der Zusammenziehung leistet, nachher, bei der Ausdehnung, wieder an ihm durch das dehnende Gewicht geleistet wird; hierbei geht sie aber durch den Widerstand, welchen der Muskel dem dehnenden Gewicht leistet, sämmtlich in Wärme über. Man erhält also im Verlauf einer Zuckung alle lebendige Kraft, die im Muskel frei wird, in Gestalt von Wärme. Diese Gesammtwärme nimmt zu mit wachsender Arbeit. Zieht man aber von derselben diejenige Wärmemenge ab, welche der bei der Contraction geleisteten Arbeit äquivalent ist, so bildet die übrig bleibende Wärme einen um so kleineren Bruchtheil der ganzen Summe lebendiger Kräfte, je grösser die geleistete Arbeit ist. Hieraus folgt, dass die gleichzeitig mit der Arbeitsleistung entwickelte Wärme relativ abnimmt, wenn die Arbeit zunimmt (Heidenhain). Ausserdem ist die Wärmeproduction insofern abhängig von der Art der Arbeitsleistung, als sie, bei gleicher Gesammtsumme der Arbeit, grösser ist, wenn die letztere durch eine kleinere Zahl umfangreicher Muskelcontractionen, als wenn sie durch eine grössere Zahl minder umfangreicher Contractionen vollführt wird. Kleine Hubhöhen führen also bei gleicher Arbeitsgrösse einen relativ kleineren Verlust von lebendiger Kraft in Form von Wärme herbei als grosse Hubhöhen. Dies hat seinen Grund darin, dass bei jeder einzelnen Zusammenziehung die Wärmeproduction schneller wächst als die Hubhöhe

lungen Bd. 2. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861—76. J. J. Müller, aus dem physiol. Laboratorium der Züricher Hochschule, I. Lamansky, Pflüger's Archiv Bd. 3. Hermann, Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven, 2. u. 3. Heft, und Pflüger's Archiv Bd. 8—14. H. Roeber, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870. Holmgren, physiol. Jahresber. von Hofmann u. Schwalbe, 1873.

(Nawalichin). Hiermit steht die bekannte Erfahrung im Einklang, dass die Besteigung eines Berges auf einem kürzeren und steileren Pfad mehr erschöpft, als auf einem längeren und weniger steilen. 3) Von der Ermüdung. Je mehr durch vorangegangene Reize oder in Folge des Absterbens die Arbeit des Muskels bei gleich bleibendem Reize abnimmt, um so mehr fällt auch die Wärmeentwicklung. Doch sollen beide nicht gleichmässig, sondern die Wärme rascher als die Arbeit abnehmen, so dass der Muskel keine mit den seitherigen Hülfsmitteln nachweisbare Wärmeentwicklung mehr zeigt, wenn er noch eine merkliche Arbeit zu leisten vermag.

Becquerel und Breschet, später Béclard haben das Steigen der Temperatur während der Thätigkeit durch thermoelektrische Messung beim Menschen beobachtet. Durch exactere Versuche stellte Helmholtz dieselbe Thatsache am ausgeschnittenen Froschschenkel fest. Auch am erstarrenden Muskel haben Fick und Dybkowsky sowie Schiffer eine geringe Wärmeentwicklung (von 0,05—0,07° C.) beobachtet. Thiry und Meyerstein fanden im Anfang der Muskelcontraction, der Wärmezunahme voraufgehend, eine negative Wärmeschwankung, ebenso Heidenhain in seinen früheren Versuchen. Bei der später von Letzterem eingeschlagenen Methode, bei welcher die Thermosäule aussen an den Muskel angedrückt wurde, doch mit ihm beweglich blieb, war eine solche nicht zu beobachten. Es bleibt daher jene negative Schwankung im Anfang der Contraction vorerst noch fraglich. Näher suchte Nawalichin unter Helmholtz' Leitung die Abhängigkeit der Wärmeproduction von der Hubhöhe und Arbeitsleistung dadurch zu bestimmen, dass er 1) dem Nerven genau messbare elektrische Reize zuführte, 2) die Hubhöhen desselben graphisch aufzeichnen liess und 3) die bei jeder Hubhöhe stattfindende Einwirkung des Muskels auf eine Thermosäule am Multiplicator mass. Es ergab sich hierbei, ausser dem oben angegebenen Einfluss der Hubhöhen und der Art der Arbeitsleistung auf die Wärmeproduction, dass eine Steigerung des Reizes nur dann eine gesteigerte Wärmebildung veranlasste, wenn auch die Hubhöhe zunahm, daher z. B. eine Doppelreizung des Nerven nur dann Wärmesteigerung veranlasste, wenn die zwei Reize hinreichend langsam auf einander folgten, dass Summation der Zuckungen eintreten konnte. Das schneller als die Hubhöhe erfolgende Anwachsen der Wärme hängt, wie N. wohl mit Recht vermuthet, wahrscheinlich mit der im nächsten § zu besprechenden Abnahme der Elasticität bei der Contraction zusammen. Da nämlich in Folge dieser Abnahme die Dehnbarkeit des Muskels zunimmt, so wird offenbar die contractile Kraft immer schneller anwachsen müssen, je grösser die Hubhöhe wird. Mit der contractilen Kraft nimmt aber wahrscheinlich die Gesammtsumme lebendiger Kraft, also auch die Wärmeentwicklung, zu. Die Thatsache, dass die Wärmeentwicklung mit der Spannung zunimmt, steht im Einklang mit der in §. 104 zu besprechenden Beziehung zwischen der chemischen Zersetzung des gereizten Muskels und seiner Spannung. Dass Zunahme der Belastung auch noch während der Wiederausdehnung des Muskels die Wärmebildung vermehrt, schlossen Heidenhain und Steiner aus Versuchen, in denen sie den Muskel erst im Moment der beginnenden Verlängerung belasteten: auch in diesem Fall stieg die Wärmeentwickelung mit dem Gewichte. Fick endlich bestätigte die Abnahme der Wärmebildung mit der Ermüdung, indem er fand, dass zwar mit der Dauer

eines Tetanus die Wärmebildung zunimmt, dass diese aber nicht der Dauer des Tetanus proportional, sondern bei kurzer Dauer relativ grösser ist. Bei allen diesen Versuchen ist zu berücksichtigen, dass bei ihnen die sämmtliche durch den Reiz im Muskel ausgelöste lebendige Kraft in Wärme übergeführt wird, weil bei ihnen der Muskel keine Arbeitseffecte nach aussen überträgt; sondern alle Arbeit, die er etwa bei der Contraction durch Erhebung eines Gewichtes leistet, wird bei der Ausdehnung durch das Gewicht wieder an ihm geleistet, womit offenbar die Wärmeentwicklung zusammenhängt, die man bei der Dehnung beobachtet. Nach dem Princip der Erhaltung der Energie ist es aber natürlich eine nothwendige Folgerung, dass, sobald der Muskel Arbeit nach aussen überträgt, die Wärmemenge, die er entwickelt, relativ abnimmt, indem nun eben die Gesammtmenge der lebendigen Kraft in mechanische Arbeit und Wärme sich theilt*).

Beim Menschen wurde eine Temperatursteigerung im Tetanus, die ihr Maximum sogar erst nach eingetretenem Tode erreichte, von Wunderlich beobachtet. Leyden hat dieselbe bei Thieren durch tetanische Reizung hervorgerufen; Billroth und Fick erwiesen dann direct durch Vergleichung der Wärmesteigerung im Muskel mit derjenigen an andern Körperstellen, dass auch in diesen Fällen die Muskeln der Heerd der Wärmebildung sind. Am Nerven konnte Helmholtz keine Temperatursteigerung bei der Reizung beobachten, während Valentin, Oel und Schiff eine solche wahrzunehmen glaubten**).

§. 103. Elasticitätsänderungen der Muskeln bei ihrer Zusammenziehung.

Die Muskeln erfahren bei ihrem Uebertritt in den thätigen Zustand eine Verminderung ihrer Elasticität (Ed. Weber). Diese wächst mit der Grösse der Zusammenziehung, und sie bleibt aus, wenn der Muskel durch Ueberlastung sich zu contrahiren gehindert ist (Wundt). Die Elasticitätsabnahme des thätigen Muskels kommt also nicht dem thätigen Zustand als solchem zu, sondern sie ist eine die Verkürzung begleitende, mit ihr zu- und abnehmende Erscheinung.

Das Gesetz, nach welchem der Muskel durch äussere Kräfte seine Form ändert, scheint im verkürzten Zustand dasselbe zu sein wie beim ruhenden Muskel: auch hier wächst innerhalb engerer Grenzen die Dehnung der Belastung proportional, nimmt dann aber wahrscheinlich innerhalb weiterer Grenzen etwas langsamer zu.

---

*) Helmholtz, Müller's Archiv 1848. Meyerstein und Thiry, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 20. Heidenhain, mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz, 1864. Dybkowsky u. Fick, Züricher Vierteljahrsschr. 1867. Steiner, Pflüger's Archiv Bd. 11. Nawalichin, ebend. Bd. 14. Fick, Festgabe von Ludwig's Schülern, 1875.

**) Leyden, Arch. f. path. Anatomie Bd. 26. Billroth und Fick, schweizer. Vierteljahrsschr. 1863. Helmholtz, a. a. O. Schiff, archives de physiol. 1869.

Dass die Elasticität des thätigen Muskels abnimmt, hat zuerst Ed. Weber gefunden. Er schloss dies aus Versuchen, in welchen er den befestigten musc. hyoglossus des Frosches bei verschiedenen Betastungen sich tetanisch verkürzen liess und den Unterschied der Verkürzungsgrade mit dem beim ruhenden Muskel gefundenen Unterschied der durch die gleichen Gewichte erzeugten Dehnungen verglich. Es ergab sich so, dass z. B. der Unterschied der Erhebungshöhen bei 1 Gr. und 2 Gr. viel beträchtlicher war als der Unterschied der durch diese Gewichte hervorgerufenen Dehnungen am ruhenden Muskel. Weber hielt die Elasticitätsänderung für eine dem thätigen Zustand als solchem zukommende Erscheinung und glaubte daher, dass die elastische Kraft mit der Contractionskraft identisch sei. Volkmann erhob gegen die Weber'schen Versuche den Einwand, dass in ihnen der Einfluss der Ermüdung nicht vollständig beseitigt werde. Weber hatte nämlich denselben dadurch zu eliminiren gesucht, dass er stets einen ersten und dritten Versuch bei gleicher Belastung mit einem zweiten verglich, bei welchem der Muskel ein anderes Gewicht trug. Volkmann stellte nun Versuche an, aus welchen hervorging, dass der Muskel schon während der Zusammenziehung ermüdet, und zwar um so mehr, ein je grösseres Gewicht er trägt. Liess er den Muskel das Gewicht nicht während der ganzen Verkürzung, sondern nur während des letzten Stadiums derselben tragen, so war die Verkürzung viel bedeutender (s. §. 105). Dabei wandte aber Volkmann nicht wie Weber tetanische Reizung, sondern momentane Reizung durch einen einzigen Oeffnungsinductionsschlag an. Der Muskel wurde daher hier nicht wie dort in eine neue Gleichgewichtslage übergeführt, sondern es wurde ihm durch den momentanen Reiz eine plötzliche Wurfbewegung mitgetheilt. Weber hat darauf hingewiesen, dass dieses Moment auf das Resultat von wesentlichem Einflusse sein dürfte. Die Angaben Weber's über das Gesetz der Dehnungen des thätigen Muskels sind nicht vollkommen übereinstimmend. Er fand namentlich dieses Gesetz wechseln je nach dem Grad der Ermüdung, was höchst wahrscheinlich nur von der nicht vollständig gelungenen Elimination der Ermüdung herrührt *).

Ich habe nachgewiesen, dass die Elasticitätsverminderung des Muskels nicht dem thätigen Zustand an sich zukommt, sondern dass sie bloss die Verkürzung begleitet, indem ich den Muskel durch Ueberlastung an der Verkürzung verhinderte. Es hätte nun im Moment der Reizung eine der Elasticitätsabnahme entsprechende Verlängerung eintreten müssen, was niemals der Fall war. Das nämliche Ergebniss erhielt ich durch Schwingungsversuche. Wurde der Muskel in Torsionsschwingungen versetzt, so trat immer erst bei eintretender Verkürzung eine die Elasticitätsverminderung anzeigende Zunahme der Schwingungsdauer ein. Zugleich ergab sich bei diesen Versuchen, dass die Elasticitätsverminderung mit dem Grad der Verkürzung wächst, und dass das Elasticitätsgesetz des thätigen Muskels mit demjenigen des ruhenden übereinstimmt. Mit diesem Resultat stehen vollständig die Resultate Kronecker's über die Arbeitsleistung der Muskeln im Einklang (§. 105), ebenso Versuche von Donders und Mansvelt an den Beugemuskeln des Vorderarms vom Menschen. Die Vorstellung, die hieraus

---

*) Ed. Weber, Art. Muskelbewegung in Wagner's Handwörterbuch, Bd. 3, 1. Die Polemik zwischen Volkmann und Weber im Archiv für Anatomie und Physiologie 1857—1860.

hinsichtlich des Zusammenhangs der Elasticitätsänderung mit der Contraction hervorgeht, ist eine der Hypothese Weber's, nach welcher die elastischen Kräfte mit den Contractionskräften identisch sein sollen, gerade entgegengesetzte: wir müssen nothwendig annehmen, dass beide von einander verschieden sind. Die Abnahme der elastischen Kräfte bei der Contraction aber lässt sich auffassen als eine Folge der Zusammendrückung, die der Muskel bei der Verkürzung gegen sich selbst ausübt *).

§. 104. Chemismus der Nerven- und Muskelthätigkeit.

Die chemischen Processe, welche die Thätigkeit der Nerven- und Muskelelemente begleiten, sind bis jetzt nur an den Muskeln eingehender erforscht worden; über den Stoffwechsel der Nervensubstanz während ihrer Ruhe und Thätigkeit besitzen wir wenig Aufschlüsse.

Die auffallendste Veränderung der Muskeln in Folge ihrer Function besteht in dem Auftreten freier Säure, wahrscheinlich freier Milchsäure (du Bois-Reymond). Die Intensität der sauren Reaction nimmt mit der Anstrengung des Muskels zu, sie ist unter sonst gleichen Bedingungen am grössten, wenn man denselben durch starke Ueberlastung hindert sich zusammenzuziehen, und sie ist, wenn der Muskel noch während der Verlängerung belastet bleibt, grösser, als wenn er vor derselben entlastet wird (Heidenhain). Im Zusammenhang mit dieser Säurebildung steht wahrscheinlich der gleichzeitige Verbrauch der Kohlehydrate des Muskels, namentlich des Glykogens (O. Nasse, Weiss). Ausserdem soll der Gehalt an Wasser, Fett, Kreatin und an sonstigen in Alkohol löslichen Extractivstoffen zunehmen, während die Menge der stickstoffhaltigen Substanz sich etwas vermindere (Sarokin, J. Ranke). Mit diesem Wechsel der festen und flüssigen Bestandtheile sind Veränderungen in der Athmung des Muskels verbunden. Der ausgeschnittene, vom Blut befreite Muskel wirkt auf die umgebende Atmosphäre: er scheidet CO_2 aus und nimmt in sauerstoffhaltiger Luft O auf. Dieser Gaswechsel hängt aber nur zum Theil mit den Lebenseigenschaften zusammen, denn er dauert nach eingetretener Todtenstarre und Fäulniss fort (L Hermann). Schon am ausgeschnittenen Muskel erfährt jedoch die CO_2-Ausscheidung beim Uebertritt in den thätigen Zustand eine Steigerung, welche auf eine physiologische Quelle der CO_2-Bildung hinweist, und dies bestätigt sich bei der Untersuchung der Blutveränderungen im Muskel des lebenden Thieres. Während das Venenblut des ruhenden Muskels im Mittel nur 6,71 Proc. mehr CO_2 als das arterielle Blut enthält, beträgt der Mehrgehalt im Venenblut des thätigen 10,79 Proc. Von dem O enthält umgekehrt das Venenblut des ruhenden Muskels 8,53, dasjenige des thätigen 12,8 Proc. weniger als das Arterienblut (Ludwig und Sczelkow). Der thätige Muskel verbraucht also mehr O und bildet mehr CO_2 als der ruhende. Setzt man O-freiem Erstickungs-

*) Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, 1858. Mansvelt, Diss. Utrecht 1863.

blut, welches durch die Gefässe des Muskels geleitet wurde, nachher O zu, so verschwindet in dem Blute des tetanisirten Muskels mehr von diesem Gase als in dem Blute des ruhenden, der thätige Muskel erzeugt also eine grössere Menge leicht oxydirbarer Substanz, die in das Blut übertritt (A. Schmidt). Die Menge des verbrauchten O und der gebildeten CO_2 stehen übrigens in keinem festen Verhältniss, indem im Allgemeinen die O-Aufnahme nicht in gleichem Maass wie die CO_2-Ausscheidung zunimmt: während z. B. die letztere um 82—180 Proc. ihrer ursprünglichen Menge wuchs, erhöhte sich die erstere nur um 50 Proc. Daraus folgt, dass bei der Bildung der CO_2 im Muskel ausser der Oxydation auch Spaltungen sauerstoffhaltiger Atomcomplexe mitwirken.

Da der ruhende Muskel gleich dem thätigen O absorbirt und CO_2 ausscheidet, so sind auch die diesem Gaswechsel zu Grunde liegenden chemischen Processe wahrscheinlich nur gesteigert während der Thätigkeit, nicht qualitativ verändert. Zum Theil wird jene Steigerung wohl bedingt durch die grössere Geschwindigkeit, mit welcher das Blut durch den zuckenden Muskel strömt, denn Ludwig und Schmidt sahen am ausgeschnittenen, reizbar gebliebenen Säugethiermuskel, durch welchen sie einen Strom erwärmten, defibrinirten Blutes leiteten, schon in der Ruhe den Gaswechsel beträchtlich zunehmen, wenn die Geschwindigkeit des Blutstroms gesteigert wurde. Doch müssen unabhängig von diesem Moment Ursachen existiren, welche eine raschere Zersetzung durch den thätigen Muskel bedingen, da sich bei gleich bleibender Stromgeschwindigkeit im ruhenden Muskel der Gaswechsel viele Stunden lang nahehin constant erhält, während er im thätigen allmälig abnimmt.

In dem auf anhaltendere Thätigkeit folgenden Stadium der Ermüdung ist der Gaswechsel noch gesteigert, aber in geringerem Grade als im thätigen Zustand. Zwischen der Ermüdung und den chemischen Veränderungen, welche der Muskel erfährt, besteht wahrscheinlich ein näherer Zusammenhang. Denn Injection einer Milchsäure oder saures phosphorsaures Kali enthaltenden Flüssigkeit in die Blutgefässe des Muskels wirkt ermüdend auf diesen (Ranke). Die restaurirende Wirkung des Blutstroms beruht hiernach wahrscheinlich nicht bloss darauf, dass das Blut dem Muskel Stoffe, namentlich O, für seinen Verbrauch zuführt, sondern ausserdem auf der Entfernung jener ermüdenden Zersetzungsproducte. Beim Nerven scheinen nach Ranke ähnliche Verhältnisse stattzufinden.

Die erste Angabe über chemische Veränderungen des thätigen Muskels rührt von Helmholtz her: er fand, dass tetanisirte Muskeln mehr Alkoholextract und weniger Wasserextract lieferten als ruhende. Die weiteren Untersuchungen über den Wechsel der festen und flüssigen Muskelstoffe knüpften sich dann an die Entdeckung du Bois-Reymond's, dass im lebenden Zustand der ruhende Muskel nicht, wohl aber der thätige sauer reagirt. Nach Ranke hat jeder Muskel ein Maximum der Säurebildung, das bei der Todtenstarre erreicht wird,

und das um so höher liegt, je leistungsfähiger der Muskel ist. Wir können mit Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Milchsäure aus den Kohlehydraten, namentlich dem Glycogen hervorgeht. Es kann nun die vermehrte Milchsäurebildung während der Thätigkeit entweder nur durch eine schnellere Einwirkung auf jene Muttersubstanzen oder gleichzeitig durch eine vermehrte Bildung derselben bewirkt sein. Auf das letztere weisen in der That die Beobachtungen Ranke's hin, deren Ausdehnung auf Säugethiermuskeln jedoch wünschenswerth wäre, da die Muskelsubstanz des Frosches namentlich in Bezug auf das Mengeverhältniss der festen und flüssigen Bestandtheile ausserordentlich grosse Schwankungen darbietet. Eine Vermehrung seines Wassergehalts kann übrigens selbstverständlich der tetanisirte Muskel nur dann erfahren, wenn er mit dem circulirenden Blute in Wechselwirkung steht, und gleichzeitig muss dann dieses an festen Bestandtheilen zunehmen. Die Zunahme des Wassergehalts verräth sich ausserdem in einer Verringerung des Quellungsvermögens der tetanisirten Muskeln; das nämliche wurde am tetanisirten Rückenmark des Frosches beobachtet. Nach Ranke enthält der geruhte Muskel durchschnittlich 81,17, der tetanisirte 81,15 Proc. Wasser, der Gehalt des trockenen Muskels an N-haltiger Substanz bleibt unverändert (14,4 Proc.), woraus sich aber für den feuchten tetanisirten Muskel ein Minus von 0,3—0,4 Proc. ergeben würde; die Gesammtmenge der Extractivstoffe nimmt ab, ebenso nach O. Nasse die in der Form von Zucker bestimmte Gesammtmenge der Kohlehydrate (entgegen den Angaben Ranke's). Das Kreatin und Kreatinin, namentlich letzteres, fand Sarokin im Tetanus vermehrt; Nawrocki, der nur Kreatin nachweisen konnte, sah letzteres nur unerheblich wachsen. Als Folge der chemischen Veränderungen des thätigen Muskels, namentlich wohl der erhöhten Säurebildung, beobachtet man nach Ranke ein verbessertes Leitungsvermögen der Muskelsubstanz für den galvanischen Strom; dieselbe Erscheinung findet sich bei der Todtenstarre. Ranke vermuthet, dass die Erregbarkeitsänderungen der Nerven und Muskeln beim Absterben und bei der Function wesentlich durch die Säurebildung bedingt seien, er erklärt so namentlich auch die gesteigerte Erregbarkeit, die in beiden Fällen dem Sinken der Leistungsfähigkeit voranzugehen pflegt, da die Wirkung der Säuren ebenfalls zuerst die Reizbarkeit steigert und dann herabsetzt (§. 100, 4). Die den Schwund der Reizbarkeit wieder aufhebende Wirkung verdünnter Kochsalzlösungen führt R. darauf zurück, dass solche die ermüdenden Stoffe aus dem Nerven und Muskel auswaschen, ähnlich wie dies unter normalen Verhältnissen durch das Blut geschieht, das überdies durch Neutralisiren der Säure die Ermüdung beseitigen kann *).

Ueber den Gaswechsel des Muskels hat zuerst G. Liebig Untersuchungen am ausgeschnittenen Froschmuskel ausgeführt. Die von ihm beobachtete Θ-Aufnahme und $C\Theta_2$-Ausscheidung fanden Matteucci und Valentin während der Contraction vermehrt. L. Hermann suchte die Veränderungen, welche durch die Zersetzung des Muskels bedingt werden, von den an die

*) Helmholtz, Müller's Archiv 1845. Du Bois-Reymond, Berliner Monatsber. 1859. Sarokin, Archiv f. path. Anat. Bd. 28. Nawrocki, med. Centralbl. 1865. Ranke, Tetanus, 1865. Pacully u. Landau (Heidenhain), Pflüger's Archiv Bd. 2. O. Nasse, Pflüger's Archiv Bd. 2. Weiss, Wiener Sitzungsber. Bd. 64.

Lebenseigenschaften desselben gebundenen Veränderungen zu trennen: er glaubte nach den Ergebnissen seiner Versuche die Θ-Athmung ganz in Frage stellen zu müssen, da ein mit destillirtem Wasser starr gemachter Muskel ebensoviel Θ verzehrte wie ein lebender, während die $C\Theta_2$-Bildung allerdings zum Theil auf eine physiologische Quelle bezogen werden musste, da sie sich ebensowohl bei der Starre wie bei der Contraction vermehrt fand. Indessen hatten schon zuvor Ludwig und Sczelkow an den Blutveränderungen im lebenden Muskel einen dem respiratorischen entsprechenden Gasumtausch nachgewiesen. Diese Beobachter fanden beim Hunde durchschnittlich:

Θ			$C\Theta_2$		
im Arterienblut	im Venenblut		im Arterienblut	im Venenblut	
	ruhender	zuckender Muskeln		ruhender	zuckender Muskeln
15,23	6,70	2,40	28,6	35,3	39,3

Später haben dann Ludwig und A. Schmidt den Gaswechsel auch an ausgeschnittenen Säugethiermuskeln, durch welche ein künstlicher Blutstrom geleitet wurde, verfolgt. Der Strom defibrinirten Blutes erhält hierbei die Muskeln viele Stunden lang reizbar. Wurde statt des Θ-haltigen Blutes Erstickungsblut oder solches Blut, das durch Eisenfeile seines Θ beraubt war, durch den Muskel geleitet, so verhielt sich dieser wie bei vollständiger Blutleere. Am blutleeren Taubengehirn beobachtete Ranke einen ähnlichen Gaswechsel wie am ausgeschnittenen Muskel. Auch soll der tetanisirte Nerv, wie der Muskel, nach Funke und Ranke saure Reaction annehmen *).

C. Muskelarbeit. Theorie der Nerven- und Muskelkräfte.

§. 105. Arbeit der Muskeln.

Die Hauptfunction der Muskeln besteht in der Leistung mechanischer Arbeit. Jede mechanische Arbeit wird aber gemessen durch das Product der geförderten Last in die Weglänge. Die Arbeit eines Muskels ist daher bestimmt durch die Kraft und die Grösse seiner Verkürzungen.

Die Kraft der Verkürzung wird bestimmt durch das Gewicht, welches der Muskel zu heben vermag, sie ist proportional seinem Querschnitt; die Hubhöhe wächst mit der Länge des Muskels. Bezeichnen wir mit Q das gehobene Gewicht und mit h die Hubhöhe, so ist demnach die Arbeitsleistung proportional dem Producte $Q\,h$. Dieses Product wird null, sowohl wenn Q als wenn h eine Maximalgrenze erreicht, denn von einer bestimmten Grenze der Belastung an ist $h = 0$, und die grösste Hubhöhe lässt sich nur erreichen, wenn man $Q = 0$ macht, d. h. wenn man den Muskel ohne Belastung sich verkürzen lässt. Das Product $Q \cdot h$ wird somit ein Maximum, wenn Q und h gleichzeitig einen mittleren Werth annehmen.

*) G. Liebig, Müller's Archiv 1850. Sczelkow, Wiener Sitzungsbericht Bd. 45. Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, 1867. A. Schmidt, Leipziger Sitzungsber. 1867. Ludwig u. Schmidt ebend. 1868. Ranke, die Lebensbedingungen der Nerven, 1868.

Von allen jenen Einflüssen, welche die Reizbarkeit des Nerven und Muskels verändern, ist auch die Arbeit des letzteren abhängig. Führt man dem Muskel in bestimmten Intervallen maximale Reize zu, so sinkt in Folge der Ermüdung die Zuckungshöhe allmälig. Sind dagegen die Reize nicht maximal, so kann in Folge der auf S. 563 erwähnten positiven Modification anfangs die Arbeitsleistung wachsen, um erst später abzunehmen. Die Abnahme der Arbeit durch die Ermüdung ist ohne Zweifel durch die in §. 104 erörterten chemischen Veränderungen der Muskel- und Nervensubstanz bedingt. Dauernde Arbeit kann nur der mit dem lebenden Blut in Berührung bleibende Muskel leisten, welchem zwischen den einzelnen Erregungen hinreichend Zeit bleibt, seine zersetzten Bestandtheile, CO_2, Milchsäure u. s. w., an das Blut abzugeben und dafür neue Stoffe, namentlich O, aufzunehmen. Bei den meisten Formen von Arbeit folgen die Contractionen zu häufig auf einander, als dass eine vollständige Restauration zwischen den einzelnen möglich wäre, es müssen daher ausserdem Erholungspausen zwischen den grösseren Arbeitszeiten gelegen sein.

Da selbst der lebende Muskel sehr wechselnden Bedingungen unterworfen ist, so lassen sich absolute Angaben über die Arbeitsfähigkeit der Muskeln kaum machen. Die Muskelkraft, gemessen durch das Gewicht, welches ein Muskel eben noch heben kann, schätzte Ed. Weber nach Beobachtungen am Wadenmuskel des Menschen zu 1 Kilogr. auf 1 □Cm. Querschnitt; Knorz und Henke fanden viel höhere Werthe, 5,9 bis 8,9 Kilogr. auf 1 □Cm. Ueber die Arbeitsgrösse des lebenden Muskels unter verschiedenen Bedingungen liegen nur wenige Untersuchungen an Froschmuskeln vor. Die Arbeit beschleunigt, unabhängig von der Erregung und Contraction, die Ermüdung des Muskels. Dieser ermüdet früher, wenn er arbeitet, als wenn er, sich ohne Belastung verkürzend oder in tetanische Zusammenziehung versetzt, keine Arbeit leistet (Kronecker). Der arbeitende Muskel ermüdet ferner langsamer, wenn er das zu fördernde Gewicht erst während der Zusammenziehung aufnimmt, als wenn er vom Anfang der Zusammenziehung an mit demselben belastet ist (Volkmann), ebenso ist die Ermüdung geringer, wenn der Muskel nur während der Contraction, nicht auch während seiner Wiederverlängerung belastet ist (Heidenhain). Bleiben alle Bedingungen constant, welche die Ermüdung beeinflussen, und lässt man überdies durch Reize von constanter Stärke, die in gleichen Zeitintervallen den Muskel erregen, diesen ein constant bleibendes Gewicht heben, so ist auch die Differenz zwischen je zwei auf einander folgenden Zuckungshöhen eine constante: die Ermüdungscurve ist also eine Gerade, die um so steiler abfällt, je kleiner die Reizintervalle sind. In einem gegebenen Moment ist ferner die Leistungsfähigkeit des Muskels nur von der Gesammtgrösse der bereits vollbrachten Arbeit abhängig, nicht von der Zeit, in der dieselbe geleistet wurde (Kronecker). Für den lebenden, bluthaltigen Muskel

gelten die nämlichen Ermüdungsgesetze; doch pflegt hier zunächst die in auf S. 563 erwähnte Erhöhung der Erregbarkeit durch die Reizung der Ermüdung entgegenzuwirken; man beobachtet daher zuerst ein geradliniges Ansteigen, dann ein längeres Constantbleiben und hierauf erst ein geradliniges Sinken der Zuckung (Tiegel). In höherer Temperatur sinkt die mechanische Leistungsfähigkeit, sie kann aber, wenn die Temperatur eine gewisse Grenze, beim Froschmuskel etwa 40°, nicht übersteigt, durch Abkühlung wieder zu ihrer früheren Grösse erhoben werden (Schmulewitsch).

Als Maass der Muskelkraft kann man mit Ed. Weber dasjenige Gewicht benützen, welches der Muskel eben noch um ein Minimum zu erheben vermag, also jenen Grenzwerth, wo in dem Producte Q h die Grösse h verschwindend klein wird; als Maass für die Hubhöhe dient dann umgekehrt die Hubhöhe bei der Belastung null. Zum Maass der Leistungsfähigkeit wird man endlich zweckmässig jenen Werth des Productes Q h nehmen, wo dieses ein Maximum wird. Die Kraft des musc. hyoglossus vom Frosche ermittelte Weber zu 692,2 Grm. auf 1 □Cm. Querschnitt; Valentin fand die Kraft verschiedener Froschmuskeln zwischen 747 und 1805 Grm. Die Hubhöhe beträgt nach Weber durchschnittlich 72 Proc. der Muskellänge; doch wird diese Grösse nur bei tetanischen Zusammenziehungen durch Summirung mehrerer Reize erreicht. Um die mechanische Leistung des Muskels unter verschiedenen Bedingungen zu untersuchen, genügt es nicht, denselben ein Gewicht dauernd auf eine gewisse Höhe heben zu lassen, denn hier leistet er, sobald er einmal das Gewicht erhoben hat, keine Arbeit mehr und bleibt doch durch die Fortdauer des tetanisirenden Reizes unter Bedingungen, welche seine Leistungsfähigkeit verändern. Ebenso unrichtig ist es aber, wenn man, wie dies in den meisten Untersuchungen geschehen ist, den Muskel öfter nach einander ein Gewicht heben lässt, das ihn nach jedem einzelnen Hub wieder ausdehnt. Denn hier leistet der Muskel gar keine Arbeit, sondern die Arbeit, die er bei der Zusammenziehung leistete, wird regelmässig bei der Ausdehnung wieder an ihm geleistet, indem sich eine der Arbeit äquivalente Wärmemenge entwickelt (vgl. S. 522); man vermengt also hier den Einfluss der Ausdehnung durch das Gewicht und der Erwärmung des Muskels mit demjenigen der Gewichtserhebung. Vorwurfsfrei sind in dieser Beziehung die Versuche von Kronecker, welcher den Muskel während seiner Contraction eine Last in Bewegung setzen liess, worauf er dann bei der Wiederausdehnung vollkommen entlastet wurde. Von wesentlicher Bedeutung ist es ferner, ob man den Muskel nur während der Contraction das Gewicht aufnehmen lässt, oder ob man ihn durch das volle Gewicht, welches er nachher heben soll, ausdehnt. Den ersten Fall, wo der Muskel das Gewicht von einer Unterlage abhebt, bezeichnet man als Ueberlastung, den zweiten als Belastung. Das Product Q h, das zum Maass der Leistungsgrösse oder Arbeitsfähigkeit des Muskels dient, kann selbstverständlich nicht benutzt werden, um die Arbeit selber zu messen. Arbeit leistet der Muskel nur, indem er bei wiederholten Contractionen eine Last nach der andern fördert. Nennen wir die successiv gehobenen Gewichte $q_1, q_2, q_3 \ldots\ldots q_n$ und die entsprechenden Hubhöhen $h_1, h_2, h_3 \ldots\ldots h_n$, so ist demnach die ganze geleistete Arbeit $= q_1 h_1 + q_2 h_2 + q_3 h_3 + \ldots\ldots q_n h_n$, oder, wenn immer die gleich

grosse Last Q gehoben wurde, $= Q (h_1 + h_2 + h_3 + \ldots . h_n)$. Man kann dieses Product, zum Unterschied von der Leistungsgrösse Q h, auch als den Effect der Muskelarbeit bezeichnen.

Kronecker hat die beiden Gesetze, dass die Ermüdungscurve eine Gerade, und dass die Grösse der Ermüdung nur von der Gesammtgrösse, nicht von der Zeitdauer der geleisteten Arbeit abhängt, zunächst für maximale Reize und für den Fall der Ueberlastung festgestellt, dann aber dieselben auch für den Fall der Belastung bestätigt gefunden. Nur geht hier die Gerade von dem Punkt an, wo die Zuckungshöhe der Dehnungslänge gleich wird, in eine hyperbolisch gekrümmte Curve über, deren Asymptote die Abscisse des ruhenden belasteten Muskels ist. Hierin liegt ein indirecter Beweis für den in §. 103 hervorgehobenen Satz, dass der thätige Zustand als solcher keine Elasticitätsänderung herbeiführt. Variirt man bei den Ueberlastungsversuchen die Gewichte, während die Reizintervalle constant gelassen werden, so bleiben gleichwohl die Ermüdungsdifferenzen gleich gross: die verschiedenen Ermüdungscurven bilden also einander parallele gerade Linien. Für untermaximale Reize hat Tiegel die nämlichen Ermüdungsgesetze bestätigt gefunden. Zugleich stiess derselbe bei der Untersuchung lebender Muskeln auf ähnliche Veränderungen der Erregbarkeit, wie ich sie schon früher beobachtet hatte (S. 563), und constatirte, dass dieselben in diesem Fall längere Zeit den Verlauf der Ermüdung zurückhalten *).

§. 106. Theorie der Nerven- und Muskelkräfte.

In dem Nerven sind fortwährend innere Kräfte wirksam, welche in den ohne Aufhören in ihm stattfindenden chemischen Vorgängen sich äussern. Alle diese inneren Kräftewirkungen bezeichnen wir als Moleculararbeit. Wirkt ein äusserer Reiz ein, so überträgt derselbe ein gewisses Quantum äusserer Arbeit, die Reizarbeit, auf den Nerven. Durch den Reiz wird aber ein Vorgang erzeugt, welcher eine andere Form äusserer Arbeit, die Erregungsarbeit, hervorbringt, die, auf den Muskel fortgepflanzt, in mechanische Leistung übergeht. Die Aufgabe einer Molecularmechanik des Nerven besteht nun darin, die näheren Beziehungen zwischen Moleculararbeit, Reizarbeit und Erregungsarbeit zu finden.

Die Molecularkräfte des Nerven sind theils Spannkräfte (Arbeitsvorrath) theils lebendige Kräfte. Da die Erholung in einer neuen Anhäufung von Arbeitsvorrath besteht, so muss man annehmen, dass in dem Nerven nicht nur fortwährend durch Spaltung und Zersetzung seiner Bestandtheile Spannkraft in lebendige Kraft, sondern auch in Folge einer theilweisen Restitution jener Bestandtheile lebendige Kraft wieder in Spannkraft übergeht. Wenn wir demnach unter negativer Arbeit die-

*) Ed. Weber, Art. Muskelbewegung. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung. Volkmann, Archiv f. Anat. u. Phys., 1857. Heidenhain, Pflüger's Archiv Bd. 2. Kronecker, Arbeiten aus dem physiol. Institut zu Leipzig, 1871. Tiegel, ebend. 1875.

jenige Arbeit verstehen, welche verschwindet, dadurch dass sie zur Bildung complexer chemischer Verbindungen verwendet wird, in denen sie als Arbeitsvorrath sich anhäuft, so setzt sich die ganze Moleculararbeit des Nerven aus positiver und negativer Arbeit zusammen. Davon wird die erstere überwiegen: von der durch chemische Zersetzungen geleisteten Arbeit wird immer nur ein kleinerer Theil zur Wiederherstellung chemischer Spannkräfte verbraucht, der grössere wird frei, indem er, sofern er nicht in mechanische Leistung der Muskeln übergeht, schliesslich als Wärme zum Vorschein kommt. Reizarbeit kann im Allgemeinen jede mögliche Form der äussern Arbeit sein, welche den Molecularzustand des Nerven vorübergehend oder dauernd erschüttert. Bei den schwächsten Reizen, welche keine Muskelzuckung hervorbringen, muss die Reizarbeit nothwendig in Moleculararbeit umgewandelt werden. Insofern sich solche schwache Reize in gesteigerter Erregbarkeit verrathen, werden wir zwar annehmen müssen, dass durch sie zunächst ebenfalls Erregungsarbeit entsteht. Aber die letztere genügt in diesem Falle nicht, um eine mechanische Leistung des Muskels auszulösen. Sie kann nur dann als mechanische Arbeit frei werden, wenn ein neuer Reiz hinzutritt, zu dessen Wirkung sie sich addirt. Im andern Fall verschwindet sie allmälig, indem sie im Nerven selbst in Moleculararbeit übergeht. Diese Verwandlung findet aber, wie die Erscheinungen des Abklingens der Erregung lehren, für einen Theil der Erregungsarbeit auch dann statt, wenn dieselbe eine äussere mechanische Leistung durch Erregung des Muskels hervorbringt. Wir kommen also zu dem ganz allgemein gültigen Satze, dass stets nur ein Theil der Erregungsarbeit zur Auslösung mechanischer Leistung verwendet, der andere Theil in innere Moleculararbeit des Nerven übergeführt wird. Reizarbeit und Erregungsarbeit sind einander durchaus nicht äquivalent. Mit der Zunahme der ersteren wächst die letztere nur bis zu einer gewissen Grenze. Je nach dem Zustande des Nerven wechselt ferner die Erregungsarbeit, die durch ein bestimmtes Quantum von Reizarbeit ausgelöst werden kann. Nicht minder weist das lawinenartige Anschwellen der Erregung bei ihrer Fortpflanzung (S. 544) darauf hin, dass allgemein die dem Nerven zugeführte Reizarbeit zunächst in innere Moleculararbeit umgewandelt wird, aus welcher letzteren dann erst die Erregungsarbeit hervorgeht.

Die Leistungsfähigkeit eines Nerven muss nach der Summe von positiver Moleculararbeit und von vorräthiger Arbeit bemessen werden, die er in sich führt. Der vom Organismus getrennte Nerv, der keine neue Kraftzufuhr durch das Blut erhält, hat seine Arbeit bald ausgegeben. Indem immer nur ein Theil der positiven Moleculararbeit wieder zur Restitution verwandt wird, erschöpft sich nach und nach sein Kraftvorrath, namentlich wenn durch Reize der Uebergang in Arbeit beschleunigt und ein grosser Theil der letztern nach aussen, an den eigenen Muskel und

durch diesen an die Aussenwelt übertragen wird. Die Hemmungen aber, welche als Widerstände gegen äussere Reize wirken, rühren offenbar stets von dem Uebergang positiver in negative Moleculararbeit her. Die Art des Uebergangs der Moleculararbeit in Erregungsarbeit ist des näheren unbekannt. Nur so viel lässt sich aussagen, dass die einmal entstandene Erregungsarbeit zwar wieder in andere Formen positiver Moleculararbeit, aber niemals zurück in negative Moleculararbeit verwandelt wird. Ein äusserer Reizanstoss steigert die Moleculararbeit, indem an der gereizten Stelle eine grössere Zahl chemischer Molecüle als sonst aus ihren Verbindungen getrennt wird, nun aber auch in grösserer Zahl Theilmolecüle sich wieder zu complexeren Ganzen vereinigen, weil sie aller Orten andere getrennte Molecüle treffen, zu denen sie Anziehungskräfte besitzen. Durch jeden Reizanstoss wird also nicht nur die positive, sondern nothwendig immer auch die negative Moleculararbeit vergrössert.

Zu diesen Sätzen, welche sich aus den allgemeinsten Annahmen über den Molecularzustand des Nerven ergeben, liefert nun die directe Untersuchung des Verlaufs der Erregungsvorgänge noch die Ergänzung, dass zur ersten Entstehung von Erregungsarbeit aus Moleculararbeit stets mehr Zeit erfordert wird als zur Rückverwandlung positiver in negative Moleculararbeit (entsprechend dem Stadium der Unerregbarkeit), dass aber, sobald einmal der Uebergang in Erregungsarbeit erfolgt ist, ein grosser Theil der bei der gegebenen Reizstärke disponibel werdenden Moleculararbeit sehr schnell verbraucht wird, daher bei grosser Leistungsfähigkeit des Nerven am Schluss der Zuckung die negative Moleculararbeit überwiegen kann (transitorische Hemmungen nach der Zuckung). Aus der Thatsache der Maximalerregung folgt endlich, dass bei einem gegebenen Zustand des Nerven dasjenige Quantum von Moleculararbeit, welches durch einen einmaligen Reizanstoss für den Uebergang in Erregungsarbeit disponibel wird, einen bestimmten Grenzwerth nicht überschreiten kann, wogegen, sobald der Uebergang erfolgt ist, auch von neuem Moleculararbeit disponibel gemacht werden kann. Der Uebergang in Erregungsarbeit geht somit ähnlich einer Explosion vor sich, welche ein bestimmtes Anwachsen der sie auslösenden Kräfte voraussetzt, einmal stattfindend aber einen schnellen Verbrauch der vorhandenen Spannkräfte verursacht.

Die Erklärung des Verlaufs der auf instantane mechanische oder elektrische Erschütterungen folgenden Erregung ist in den hier entwickelten theoretischen Vorstellungen unmittelbar schon enthalten. Dagegen macht die Erregung durch den constanten Strom die weiteren Voraussetzungen erforderlich, dass im Allgemeinen in der Gegend der Kathode mehr positive Moleculararbeit in Erregungsarbeit übergeführt als in negative zurück-

verwandelt wird, in der Gegend der Anode aber mehr positive Moleculararbeit in negative übergeht als Erregungsarbeit frei wird. Wahrscheinlich ist dieser Unterschied des An- und Katelektrotonus auf die elektrolytische Action des Stromes zurückzuführen, und zwar leiten die Erscheinungen auf die Annahme hin, dass zwar an beiden Elektroden, wie bei jeder Elektrolyse, durch Spaltung der complexen Nervenmolecüle Arbeit verschwindet, dass aber an der Kathode gleichzeitig Arbeit entsteht, dadurch dass die gespaltenen Molecüle alsbald wieder festere Verbindungen eingehen. So erklärt es sich auch, dass sowohl die von dem Arbeitsverbrauch herrührenden Hemmungen wie die von der Arbeitsleistung herrührende Erregung beide in der ganzen durchflossenen Strecke zu finden, und dass sie nur durch die Polarisirung des Nerven über das Gebiet des An- und Katelektrotonus ungleich vertheilt sind. Die nämliche Vertheilung muss sich aber über die Elektroden hinaus erstrecken, ähnlich wie dies mit den elektromotorischen Eigenschaften im Elektrotonus der Fall ist.

Auf zwei Wegen kann man einen Einblick in das Wesen der Nervenerregung zu gewinnen suchen: entweder indem man die inneren physikalischen und chemischen Vorgänge zergliedert, welche den Erregungsvorgang begleiten, oder indem man, von dem eigentlichen Wesen der Nervenkräfte absehend, zunächst nur an der Hand der Reizungserscheinungen und gestützt auf allgemeine mechanische Principien die bei der Nerven- und Muskelerregung stattfindenden Vorgänge zu verstehen sucht. Auf dem ersten Weg, der die wahre innere Molecularmechanik der Nerven zu begründen strebt, ist man bis jetzt nur bis zur Aufsammlung einiger Bausteine vorwärts geschritten. Den zweiten Weg, den einer äusseren Molecularmechanik der Nerven, hat zuerst Pflüger gestützt auf die dauernden Erregbarkeitsänderungen im Elektrotonus betreten: von allgemeinerem Gesichtspunkte aus habe ich dann aus dem gesammten Gebiet der Reizungserscheinungen, vorzugsweise aber aus dem Studium des Verlaufs der Erregungsvorgänge die oben in ihren Hauptzügen angedeutete Theorie zu entwickeln versucht. Was den Zusammenhang der elektrischen Wirkungen mit den Kräften der Erregung betrifft, so lässt sich vorläufig nur aussagen, dass der elektrische Vorgang, welcher den Erregungsvorgang begleitet, die negative Schwankung, höchst wahrscheinlich mit dem Uebergang positiver in negative Moleculararbeit, also mit den hemmenden Kräften zusammenhängt. Hierfür spricht nicht nur die allgemeine Richtung jener elektrischen Vorgänge, sondern namentlich auch die Thatsache, dass die nach einer momentanen Reizung erfolgende Schwankung des Nervenstroms vollständig in das Stadium der Unerregbarkeit hineinfällt, also bereits beendet ist, wenn das Freiwerden der erregenden Kräfte erst beginnt *).

---

*) Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, 1859. Wundt, Unters. zur Mechanik der Nerven und Nervencentren, 1, 1871.

II. Die Sinnesempfindungen.

Unter den Sinnesempfindungen verstehen wir jene Erfolge, welche durch die Einwirkung der Erregungen in den Sinnesorganen und in den Sinnesnerven auf unser Bewusstsein entstehen. Indem zusammengehörige Sinnesempfindungen in eine bestimmte Ordnung gebracht und auf Objecte bezogen werden, führen sie zur Wahrnehmung und Vorstellung. Die Wahrnehmung und die Vorstellung sind psychische Acte, die nähere Zergliederung derselben fällt daher der Psychologie anheim, dagegen muss über die physischen Bedingungen ihrer Entstehung die Physiologie Rechenschaft geben.

Man kann die Sinnesempfindungen entweder nach einem psychologischen oder nach einem physiologischen Princip classificiren. Die psychologische Eintheilung trennt dieselben nach ihrer wesentlichsten Differenz für das Bewusstsein in objective Empfindungen (Empfindungen im engeren Sinne) und in subjective Empfindungen (Gefühle). Die physiologische Eintheilung trennt sie nach den verschiedenen Sinnesorganen und den durch sie bedingten functionellen Unterschieden. Wir haben hier dem letzteren Eintheilungsgrund zu folgen und handeln daher:

1) von dem Tastsinn, den Bewegungsempfindungen und dem Gemeingefühl,
2) von dem Gesichtssinn,
3) von dem Gehörssinn,
4) von dem Geruchs- und dem Geschmackssinn.

Der speciellen Betrachtung dieser Sinne schicken wir eine kurze Uebersicht der allgemeinen Beziehungen der Empfindung zu den äusseren Sinnesreizen sowie zur Wahrnehmung und Vorstellung voraus.

Die psychologische Eintheilung der Empfindungen fällt nirgends mit der physiologischen zusammen. In dem nämlichen Sinnesorgan können die Eindrücke bald als objective Empfindungen, bald als Gefühle percipirt werden. Namentlich pflegen alle sehr intensiven Eindrücke sich in der Form des Schmerzgefühls zu äussern. Doch gibt es Empfindungen bestimmter Art, welche vorzugsweise leicht auf einen subjectiven Zustand oder auf eine subjective Veränderung bezogen werden und demnach als Gefühle zu bezeichnen sind: so die Bewegungsempfindungen, die (nur unter abnormen Verhältnissen intensiver werdenden) Empfindungen in inneren Organen. Ihnen gegenüber werden dann die Empfindungen der eigentlichen Sinnesorgane, die Tast-, Gesichts-, Gehörs-, Geruchs- und Geschmacksempfindungen, objective Sinnesempfindungen genannt. Unter diesen fünf Sinnen stehen nur die Empfindungen der Haut den sogenannten Gefühlen näher, daher man den Tastsinn auch häufig als Gefühlssinn bezeichnet hat.

§. 107. Allgemeine Verhältnisse der Sinnesempfindung.

1) Verhältniss der Empfindung zum Reize. Jeder äussere Sinnesreiz besteht in einer Bewegung. Entweder sind es die Bewegungen eines schweren Körpers (Tastreiz) oder Oscillationen der Luft (Schall) oder Vibrationen des Aethers (Licht und strahlende Wärme) oder endlich sehr schnelle Schwingungen der wägbaren Atome (geleitete Wärme), welche unsere Sinnesorgane erregen. An jeder Bewegung können wir nun unterscheiden die lebendige Kraft und die Form der Bewegung. Bei den Schwingungsbewegungen, den häufigsten Sinnesreizen, entspricht die lebendige Kraft der Amplitude der Schwingungen, und die wichtigsten Unterschiede der Schwingungsform sind die Unterschiede der Wellenlänge. An der Empfindung aber unterscheiden wir Intensität und Qualität: die Intensität der Empfindung ist von der lebendigen Kraft, die Qualität von der Form der Reizbewegung abhängig.

a) Intensität der Empfindung. Die Empfindung beginnt mit unendlich kleinen Werthen, wenn der Reiz schon eine gewisse endliche Grösse erreicht hat. Bei weiterem Wachsthum des Reizes wird dann die Abhängigkeit der Empfindungsintensität von der lebendigen Kraft der Reizbewegung durch folgendes Gesetz ausgedrückt: Wenn die Intensität der Empfindung um gleiche absolute Grössen wachsen soll, so muss die lebendige Kraft des Reizes um gleiche relative Grössen zunehmen. Dieses von E. H. Weber gefundene Gesetz wird nach Fechner als das psycho-physische Gesetz bezeichnet. Diejenige Grösse des Reizes, bei welcher eben die Empfindung beginnt, wird die Reizschwelle, diejenige Grösse des Reizunterschieds, bei welcher der Empfindungsunterschied merklich wird, die Unterschiedsschwelle genannt. Nun hat ein eben merklicher Empfindungsunterschied ebenso wie eine eben merkliche Empfindung selbstverständlich immer dieselbe Grösse. Wenn wir von verschiedenen Reizstärken ausgehen, so bedeutet daher die Unterschiedsschwelle das Verhältniss, in welchem der Reiz gesteigert werden muss, wenn die Empfindung um gleichviel zunehmen soll. Man kann desshalb die letztere Schwelle allgemeiner als Verhältnissschwelle oder, weil es sich um ein constantes Verhältniss handelt, als Verhältnissconstante bezeichnen. Setzen wir z. B. diejenige Intensität des äusseren Reizes $= 1$, bei welcher eben Empfindung entsteht, so ist 1 die Reizschwelle. Müssen wir nun den Reiz um $^1/_{10}$ steigern, damit ein Empfindungsunterschied merklich werde, so ist die Unterschiedsschwelle $= ^1/_{10}$. Es muss dann aber nach dem psycho-physischen Gesetz ein 10mal stärkerer Reiz auch um $^1/_{10}$ seiner Grösse, also der Reiz 10 um 1, gesteigert werden, damit der Unterschied merklich sei: die Zahl $^1/_{10}$ ist also allgemein die Verhältnissschwelle oder Verhältnissconstante.

Fechner hat folgende Methoden unterschieden, mit Hülfe derer die Gültigkeit des psycho-physischen Gesetzes für die verschiedenen Sinnesgebiete nachzuweisen ist: 1) die Methode der eben merklichen Unterschiede. Man ermittelt bei verschiedenen Reizstärken denjenigen Reizzuwachs, welcher erfordert wird, um einen eben merklichen Unterschied der Empfindung hervorzurufen. 2) Die Methode der richtigen und falschen Fälle. Man lässt bei verschiedenen Reizstärken oft nach einander sehr kleine Reizunterschiede einwirken, so dass der Unterschied der Empfindung nicht mehr deutlich ist, und notirt die Fälle richtigen und die Fälle falschen Urtheils; es wird dann für die verschiedenen Reizstärken derjenige kleine Reizunterschied bestimmt, bei welchem das Verhältniss der richtigen und falschen Fälle das nämliche ist; hierbei ergibt sich, dass der Reizzuwachs zur ursprünglichen Reizgrösse immer im selben Verhältnisse stehen muss, wenn sich die gleiche relative Zahl richtiger und falscher Fälle ergeben soll. 3) Die Methode der mittleren Fehler. Ein Reiz wird so lange abgestuft, bis er eine Empfindung bewirkt, die einer andern durch einen Reiz von gegebener Stärke bewirkten Empfindung gleich zu sein scheint; dieser Versuch wird öfter wiederholt und der dabei begangene mittlere Fehler bestimmt; die Grösse des letzteren muss der Empfindlichkeit für Reizunterschiede proportional sein.

Man kann dem psycho-physischen Gesetz einen sehr einfachen mathematischen Ausdruck geben. Wird mit e die durch einen Reiz r bewirkte Empfindung und mit d e der Empfindungszuwachs bezeichnet, welcher entsteht, wenn r um die unendlich kleine Grösse d r wächst, so ist, wenn K eine constante Grösse bedeutet, $de = \frac{K\,dr}{r}$, d. h. der Empfindungszuwachs d e ist constant, so lange $\frac{dr}{r}$, das Verhältniss des Reizzuwachses zum Reize, dasselbe bleibt. Die durch diese Formel ausgedrückte Beziehung ist nun genau die nämliche, welche auch zwischen den Logarithmen und ihren zugehörigen Zahlen stattfindet. Die Logarithmen nehmen um gleiche Grössen zu, wenn die Zahlen so zunehmen, dass der Zuwachs zur Grösse der Zahl immer das gleiche Verhältniss hat. Man kann daher auch sagen: die Empfindung wächst proportional dem Logarithmus des Reizes, und man kann dies durch die Formel ausdrücken $e = K. \log. r + C$, worin K und C constante Zahlen bedeuten. Die Integralrechnung lehrt, dass die letztere Formel nichts anderes als das Integral der in der ersten Formel gegebenen Differentialgleichung ist.

In jedem Sinnesgebiet gibt es für das psycho-physische Gesetz eine obere Grenze, von welcher an die Empfindungen noch langsamer als im Verhältniss der Logarithmen der Reize wachsen, und endlich wird ein Punkt erreicht, bei welchem jede weitere Steigerung des Reizes keine Steigerung der Empfindung mehr bewirken kann. Der Grund dieser begrenzten Gültigkeit ist wahrscheinlich ein physischer. Das psycho-physische Gesetz bleibt nämlich so lange strenge gültig, als der Erregungsvorgang im Nerven proportional der Stärke des Reizes wächst. Nun geschieht von einer gewissen Grenze an dieses Wachsthum langsamer, und endlich wird ein Erregungsmaximum erreicht (vgl. S. 535). Die Empfindung ist aber ja direct nur von dem Erregungsvorgang im Nerven und erst durch diesen vom äusseren Reize abhängig. Ebenso kommt auch eine untere Grenze für die Gültigkeit des Gesetzes vor. Ziemlich erhebliche Ver-

änderungen zeigt endlich die Reizschwelle je nach der verschiedenen Erregbarkeit des Sinnesorgans. Die nachfolgende Zusammenstellung der Reizschwellen und der Verhältnissschwellen oder Verhältnissconstanten (die weniger passend auch Unterschiedsconstanten genannt werden) bezieht sich daher nur auf approximative Mittelwerthe:

	Verhältnissconstante.	Reizschwelle.
Tastempfindung	$^1/_3$	Druck von 0,002—0,05 Grm. (Aubert).
Temperatur	$^1/_{30}$	Bei einer Eigenwärme der Haut von 18,4° C. etwa = $^1/_8$° (Weber).
Bewegungsempfindung	$^1/_{17}$	Verkürzung des inneren geraden Augenmuskels um 0,004 Mm. (Wundt).
Schall	$^1/_3$	Kork von 1 Milligr. Gewicht 1 Millim. hoch auf eine Glasplatte fallend gehört in 91 Mm. Entfernung (Schafhäutl).
Licht	$^1/_{100}$ (bei mittlerer Lichtstärke)	Lichtstärke etwa 300mal schwächer als der Vollmond reflectirt von einer weissen Papierfläche in 5,5 Mm. Entfernung (Aubert).

Die Abweichungen, welche die Beziehung der Empfindung zum Reiz in verschiedenen Sinnesgebieten von dem psycho-physischen Gesetze darbietet, sind zum Theil so beträchtlich, dass an der Statthaftigkeit dieses Gesetzes Zweifel erhoben worden sind. So kann z. B. beim Lichtsinn die Unterschiedsconstante nach Aubert zwischen $^1/_{25}$ und $^1/_{150}$ schwanken, indem sie bei schwachen und starken Lichtintensitäten am grössten, bei mittleren am kleinsten ist. Es kommt aber hier theils der Umstand in Rücksicht, dass die Netzhaut immer, auch im absoluten Dunkel, in einem schwachen Erregungszustand sich befindet, theils besitzt gerade die Netzhaut, wie Aubert selbst nachwies, die Fähigkeit einer sehr weitgehenden Anpassung an die Reizintensität, was auch aus der bekannten Thatsache hervorgeht, dass man bei längerem Aufenthalt im Dunkeln allmälig die Gegenstände besser unterscheidet, und dass sehr intensives Licht nur in der ersten Zeit seiner Einwirkung blendet. Durch diese Verhältnisse ist nothwendig die Reizbarkeit der Netzhaut eine sehr variable; selbstverständlich ist aber bei dem Gesetze nicht nur das Fehlen jeder Reizung aus inneren Ursachen, sondern auch eine vollkommene Constanz der Reizbarkeit vorausgesetzt. Das erste dieser Momente kann man in der psycho-physischen Formel berücksichtigen, wenn man mit Helmholtz und Delboeuf die aus innern Ursachen bestehende Reizung, beim Auge z. B. das sog. Eigenlicht der Netzhaut, als einen zum Reize r hinzukommenden constanten Reiz ϱ betrachtet. Es wird dann $d\,e = \frac{k\,d\,r}{\varrho + r}$, also $e = K. \log. (\varrho + r) + C$. Durch die Anwendung dieser Formel werden in der That die der unteren Grenze der Empfindung nahe liegenden Beobachtungen besser übereinstimmend mit dem Gesetz; die von der Anpassung an den Reiz und von der Maximalgrenze der Empfindung herrührenden Abweichungen, die beide in physiologischen Bedingungen ihren Grund haben, lassen sich aber natürlich nicht eliminiren, ausser etwa durch Aufstellung rein empirischer Formeln, welche eine theoretische Bedeutung nicht beanspruchen können. Einen andern Einwand gegen das psycho-physische Gesetz hat in neuester Zeit Hering geltend gemacht. Er weist darauf hin, dass,

wenn wir z. B. einem Gewicht von 1 Kilogr. ein solches von 25 Grm. und in einem zweiten Fall einem Gewicht von 1 Grm. ein solches von 25 Milligrm. hinzufügen, wir keineswegs beide Zusatzgewichte für gleich halten sondern sehr gut das erste als das grössere unterscheiden. Hier wird aber offenbar von H. der Empfindungsunterschied mit der Wahrnehmung des Reizunterschiedes verwechselt. Zwei Empfindungsunterschiede können gleich sein, und wir können doch, vermöge vorangegangener Erfahrungen und Associationen, beide auf sehr verschiedene Reizänderungen beziehen.

Ueber die Bedeutung des psycho-physischen Gesetzes sind zwei Anschauungen geltend gemacht worden. Nach der einen ist dasselbe ein physisches Gesetz, welches sich auf die Abhängigkeit der centralen Vorgänge, welche die Empfindung begleiten (der von Fechner sog. psycho-physischen Bewegung), vom äusseren Reiz bezieht; nach der andern ist es ein psychisches Gesetz, welches dadurch entsteht, dass unser Bewusstsein überhaupt nur ein relatives, kein absolutes Maass für seine Vorstellungen besitzt, d. h. dass unser Bewusstsein seine Vorstellungen in Bezug auf ihre Intensität unmittelbar nur an einander zu messen vermag. Gibt man dem psycho-physischen Gesetz diese psychologische Deutung, so schliesst es nicht nur die Empfindung der Tonhöhen (§. 131), sondern auch die Contrasterscheinungen im Gebiete des Lichtsinnes (§. 124) ohne Weiteres in sich ein. In dieser allgemeineren Bedeutung habe ich das Gesetz als Gesetz der Beziehungen bezeichnet. Eine definitive Entscheidung zwischen beiden Auffassungen würde natürlich dann gegeben sein, wenn sich die Abhängigkeit der Vorgänge im Nervensystem von den äusseren Reizen durch messende Versuche ermitteln liesse. Es existiren aber bis jetzt nur Beobachtungen über die Beziehung der Vorgänge in den peripherischen Nerven zur Intensität der Reize. und auch diese widersprechen sich. Auf der einen Seite hat Fick gefunden, dass die Höhe der Muskelzuckung bei Reizung des motorischen Nerven innerhalb gewisser Grenzen proportional der Reizstärke wächst, woraus, wegen der grossen Einfachheit dieser Beziehung, sich schliessen lässt, dass auch der Vorgang der Nervenerregung proportional dem Reize ansteigt. Auf der andern Seite berichten Mac Kendrick und Dewar, dass bei Reizung der Netzhaut mit Licht die negative Schwankung des vom Opticus abgeleiteten Nervenstromes mit wachsender Lichtstärke annähernd nach einem logarithmischen Gesetze zunehme. Da nun aber die letzteren Versuche von ungleich grösseren Fehlerquellen gefährdet sind, so wird vorläufig den Beobachtungen von Fick mehr zu vertrauen sein, so dass auch von dieser Seite die Wahrscheinlichkeit, dass das psycho-physische Gesetz eine psychologische Bedeutung habe, die grössere ist *).

b) Qualität der Empfindung. Wir schreiben 1) den Empfindungen der verschiedenen Sinne und 2) den durch verschiedene Formen der Reizbewegung verursachten Empfindungen eines und desselben Sinnes verschiedene Qualität zu. So sind z. B. Ton- und Lichtempfindung qua-

*) Fechner, Elemente der Psychophysik, 1860, 2 Bde; in Sachen der Psychophysik, 1877. Delboeuf, étude psychophysique, 1873; théorie de la sensibilité, 1876. Wundt, Grundzüge der physiologischen Psychologie, 1874. Hering, Wiener Sitzungsberichte, 1875, Bd. 72. Dewar, revue scientif. 1875.

litativ von einander verschieden, ausserdem bilden die Tonhöhen, die Farbenempfindungen wieder unter sich Reihen qualitativ verschiedener Empfindungen. Zwischen den Empfindungen der verschiedenen Sinne gibt es keine Uebergänge; die Empfindungsqualitäten eines und desselben Sinnes dagegen, z. B. die Tonhöhen, die Farben, gehen continuirlich in einander über. In Bezug auf die Art, wie die qualitativen Empfindungen neben einander geordnet sind, finden sich aber bemerkenswerthe Unterschiede. Die Tonreihe schreitet von jedem Punkte nur nach zwei Richtungen, zu höheren und zu tieferen Tönen, fort. Dagegen gibt es von jeder Farbe aus Uebergangstinten zu jeder möglichen andern Farbe. Das System der Tonempfindungen lässt daher, ähnlich dem System der Empfindungsintensitäten, durch eine Linie sich darstellen, das System der Farbenempfindungen aber bildet eine Fläche von zwei Dimensionen. Nur bei dem Gehörssinn ist darum auch eine einfache Beziehung zwischen der Empfindung und der Form der Reizbewegung, der Wellenlänge oder Schwingungsgeschwindigkeit, möglich. Hier greift dann ebenfalls das psycho-physische Gesetz Platz: dem gleichen relativen Wachsthum der Schwingungsgeschwindigkeit entspricht die gleiche absolute Steigerung der Tonhöhe.

Wir haben uns zunächst auf die beiden besser erforschten Sinnesgebiete, Gesichts- und Gehörssinn, beschränkt. Wir lassen hier dahingestellt, ob sich der Geruchs- und Geschmackssinn dem Gesichtssinne analog verhalten, da wir bei ihnen zwar Uebergänge der Empfindung wahrnehmen, die aber wegen der Vermischung verschiedenartiger Eindrücke nicht deutlich aufgefasst werden. Die Wärmeempfindungen und die Bewegungsgefühle dagegen sind nur intensiv abgestuft: wir können Qualitäten innerhalb eines jeden einzelnen dieser Sinnesgebiete nicht mehr unterscheiden. Bei der reinen Tastempfindung endlich scheint es ausser den intensiven bloss örtliche Verschiedenheiten zu geben, indem die Empfindung an verschiedenen Hautstellen eine etwas verschiedene qualitative Färbung besitzt. Andere Unterschiede, die hier gewöhnlich als qualitativ betrachtet werden, sind dies nicht im eigentlichen Sinne: so beruht z. B. die Empfindung einer rauhen Oberfläche nur auf der besondern discontinuirlichen Anordnung der einzelnen örtlichen Eindrücke, die Empfindung, die ein stechendes Instrument gegenüber einem gewöhnlichen Druck hervorruft, beruht darauf, dass dort überhaupt keine eigentliche Reizung des Tastorgans, sondern des sensiblen Nerven selbst stattfindet.

Das Fehlen der Uebergänge zwischen den Qualitäten der verschiedenen Sinne, und die Existenz solcher zwischen den Empfindungen jedes einzelnen Sinnes erklärt sich aus der Thatsache, dass dort die Empfindung sprungweise, hier continuirlich der Veränderung des äusseren Reizes folgt, was mit dem verschiedenen Bau der Sinnesorgane zusammenhängt. Zwischen den Schwingungen, die wir eben noch als Ton empfinden, und jenen, die wir als Wärme auffassen, liegt eine grosse Zahl von Schwingungsgeschwindigkeiten, die für keines unserer Sinnesorgane wahrnehmbar sind, die schnelleren Wärmeschwingungen werden zwar gleichzeitig als Licht empfunden, aber von andern percipirenden Organen.

	Schwingungsgeschwindigkeit
Tiefster Ton	16—30 in der Sec.
Höchster Ton	36000 „ „ „
Tiefste Farbe (Roth) . . .	450 Billionen in der Sec.
Höchste Farbe (Violett) . .	785 „ „ „ „

Die Wärmeempfindungen schieben sich ein zwischen Ton und Farbe, mit der letztern noch theilweise zusammenfallend; eine absolute Schwingungszahl kann für den Anfang derselben nicht angegeben werden, weil sie nicht bei einer absoluten Temperatur, sondern bei einem bestimmten Temperatur**unterschied** der äussern Objecte und unseres Tastorgans beginnen.

2) **Verhältniss der Empfindung zur Vorstellung.** Wir nennen **Empfindung** diejenige Veränderung unseres Bewusstseins, welche unmittelbar durch die Sinneserregung hervorgebracht wird. Zur **Vorstellung** wird die Empfindung, sobald sie auf eine Ursache bezogen wird, die ausserhalb unseres Bewusstseins liegt. Mit Hülfe von Empfindungen, die zu Vorstellungen verarbeitet sind, unterscheiden wir unsern eigenen Leib von den äusseren Gegenständen und die letzteren von einander. Vorstellungen, welche aus der unmittelbaren Empfindung äusserer Eindrücke hervorgehen, nennen wir **Anschauungen**; wir unterscheiden von ihnen diejenigen Vorstellungen, bei welchen früher stattgehabte Eindrücke im Bewusstsein reproducirt werden, und welche man auch speciell als **Phantasievorstellungen** bezeichnet. Sofern uns eine durch äussere Eindrücke hervorgerufene Vorstellung oder Anschauung Aufschluss über die Beschaffenheit der sinnlichen Objecte verschafft, nennen wir sie **Wahrnehmung**.

Die Physiologie der Sinnesempfindungen hat sich lediglich mit der Entstehung der Empfindungen aus äusseren Eindrücken und mit den durch die Empfindungen vermittelten Sinneswahrnehmungen zu beschäftigen, während die Reproduction der Vorstellungen durchaus der Psychologie anheimfällt. Schon in der Lehre von der Empfindung und Wahrnehmung berühren sich aber Physiologie und Psychologie auf das innigste, da die Vorgänge, durch welche die Empfindungen zu Wahrnehmungen geordnet werden, psychische Acte sind, welche nur überall physische Hülfsmittel voraussetzen. Aus diesem Grunde kann sich auch die Physiologie nicht enthalten, im Allgemeinen wenigstens auf die psychologischen Theorieen einzugehen, die man zur Erklärung der sinnlichen Wahrnehmung aufgestellt hat. Es lassen sich diese Theorieen in **zwei** Classen bringen: 1) Als **nativistische Theorieen** wollen wir mit **Helmholtz** jene Ansichten bezeichnen, welche die Erhebung der Empfindung zur Vorstellung auf angeborene Einrichtungen der Sinnesorgane und des Gehirns oder unseres Bewusstseins zurückführen. Der Nativismus ist naturgemäss die ursprünglichste Ansicht, da auf einer früheren Stufe der wissenschaftlichen Reflexion die Wahrnehmung mit der Empfindung zusammenfällt. In der späteren Speculation führt dann der einseitige Materialismus oder Idealismus leicht zur selben Anschauung zurück. Der materialistische Nativismus nimmt an, wir bildeten aus unsern Gesichtsempfindungen desshalb räumliche Vorstellungen, weil alle Lichteindrücke auf der Netzhaut in einem räumlichen Bilde liegen; der idealistische Nativismus aber behauptet, die

Raumanschauung sei eine angeborene Eigenschaft unseres Bewusstseins. Die Physiologen, die den Nativismus vertreten, haben seit J. Müller in der Regel diese beiden Momente vereinigt. 2) Psychologische Theorieen. So wollen wir alle jene Ansichten nennen, welche im Gegensatz zum Nativismus für die Entwicklung der Vorstellungen aus den Empfindungen einen geistigen Vorgang annehmen. Ueber die Natur dieses Vorgangs sind dann aber noch verschiedene Meinungen möglich, und hiernach lassen sich drei Hauptformen der psychologischen Theorie unterscheiden: a) Die empiristische Theorie. Ihr ist die Vorstellung ein Resultat der Erfahrung. Wir gebrauchen die Sinnesempfindungen als Zeichen, nach denen wir die Beschaffenheit der äussern Objecte gemäss unsern früheren Erfahrungen beurtheilen. Der Empirismus ist von den sensualistischen Philosophen (Locke, Condillac, Mill) begründet, in seinen wesentlichsten Punkten auch von Schopenhauer und von manchen neueren Physiologen, unter den letzteren namentlich von Helmholtz adoptirt worden. Diese Ansicht ist unter den psychologischen Theorieen insofern die naheliegendste, als sie von einem der geläufigsten geistigen Vorgänge, von der Beurtheilung neuer Erfahrungen nach der Analogie früherer, ausgeht, aber sie genügt nicht, um über die wirkliche Entstehung der Sinnesvorstellungen Rechenschaft zu geben, da der Analogieschluss erst dann Platz greifen kann, wenn überhaupt schon Wahrnehmungen sich gebildet haben; gerade über die constructiven Processe der Sinneswahrnehmung gibt daher die Theorie gar keinen Aufschluss. Zwar haben Schopenhauer und Helmholtz diese Lücke dadurch auszufüllen gesucht, dass sie den Begriff der Ursache als a priori gegeben voraussetzten und aus ihm die Bildung der Wahrnehmung ableiteten, indem sie die letztere einen Schluss von der Wirkung, der Sinneserregung, auf ihre Ursache, das äussere Object, nannten. Aber nicht nur ist die Grundlage dieser Theorie, die Apriorität des Begriffs der Ursache, bestreitbar, sondern wenn auch diese Grundlage zugestanden würde, so wäre damit doch eine nähere Nachweisung des psychologischen Vorgangs der Wahrnehmung noch nicht gegeben. b) Die logische Theorie. Die psychologischen Vorgänge der Wahrnehmung werden hier als logische Processe dargestellt, welche sich aber von unsern gewöhnlichen Urtheilen und Schlüssen dadurch unterscheiden sollen, dass sie in ihrem Verlaufe unbewusst bleiben und nur in ihren Resultaten in unser Bewusstsein eintreten. Diese Theorie, welche häufig, z. B. von Helmholtz, mit der empiristischen verbunden worden ist, aber mit ihr nicht in nothwendigem Zusammenhange steht, leidet an dem Uebelstand, dass sie Processe voraussetzt, welche wir nur als Aeusserungen des denkenden Selbstbewusstseins kennen, und dass sie diesen Processen in ihrem unbewussten Verlauf eine viel grössere Complication und Sicherheit zuschreiben muss, als sie in den Anfängen der Entwicklung des Selbstbewusstseins in diesem besitzen. Der Verdacht liegt daher nahe, dass die logische Theorie auf den Process der Wahrnehmung lediglich eine unserem subjectiven Denken angehörende Betrachtungsweise überträgt, die wir auf alles, z. B. auch auf die Vorgänge in der äussern Natur, anwenden können, ohne dass damit über den wirklichen Zusammenhang dieser Vorgänge etwas ausgesagt wird. c) Die Theorie der synthetischen und associativen Genese der Vorstellungen. Diese Theorie kommt mit der empiristischen und der logischen darin überein, dass sie in der sinnlichen Wahrnehmung ein Product psycho-

logischer Entwicklung sieht. Aber sie trennt sich von der ersteren, indem sie diese Entwicklung als eine solche ansieht, welche der Erfahrung vorausgeht und dieselbe erst möglich macht, von der zweiten, indem sie die Processe der psychologischen Entwicklung nicht als unbewusste Schlüsse sondern als Vorgänge der Synthese der Empfindungen und der Association der Vorstellungen betrachtet, deren nähere Natur in jedem einzelnen Fall durch die physiologische und psychologische Analyse ermittelt werden muss. Durch die Synthese der Empfindungen entstehen die ersten einfachen Wahrnehmungen, z. B. einer räumlichen Figur, eines Zeitverlaufs u. dgl.; durch die Association unmittelbarer Wahrnehmungen mit früheren entstehen Vorstellungen zusammengesetzterer Art, wie z. B. die Vorstellung der absoluten Grösse eines Gegenstandes, der Perspective u. s. w. Die Anfänge dieser Theorie sind, namentlich bei den Philosophen Locke und Berkeley, innig mit den Anfängen der empiristischen Theorie verbunden. Ein unleugbares Verdienst um dieselbe hat sich sodann Herbart erworben durch die von ihm versuchte Analyse der Vorstellungen in Bezug auf ihre Verschmelzungen, Complicationen und Reihenbildungen, wobei er freilich zum Theil nicht gerechtfertigte metaphysische und psychologische Annahmen machte und die physiologischen Bedingungen des Wahrnehmungsactes gänzlich ignorirte. Eine ausführlichere Darstellung der genetischen Theorie vom Standpunkte der bis jetzt gemachten physiologischen und psychologischen Erfahrungen aus findet man in meinen Grundzügen der physiologischen Psychologie.

1. Der Tastsinn, die Bewegungsempfindungen und das Gemeingefühl.

§. 108. Der Tastsinn.

Wahrscheinlich endigen alle Sinnesnerven in Zellen von mehr oder weniger modificirter Form, welche im allgemeinen den Charakter von Oberhautzellen besitzen. Bei den sensiblen Nerven der Haut scheinen diese Tastzellen die einfache bläschenförmige Zellenform am meisten beibehalten zu haben. Aber an denjenigen Stellen der Haut und der ihr benachbarten Schleimhäute, welche durch grössere Tastempfindlichkeit sich auszeichnen, bilden sich, wahrscheinlich durch Vereinigung mehrerer Tastzellen, welche von einer gemeinsamen Kapsel umschlossen werden, complicirte Tastorgane, die Endkolben und Tastkörper. Grössere Gebilde von verwandter Beschaffenheit sind die Vater'schen oder Pacinischen Körper, welche übrigens ausser im Unterhautzellgewebe auch an mehreren Stellen im Innern des Körpers gefunden werden. Von diesen complicirteren Tastorganen sind die Endkolben am weitesten verbreitet. Man hat sie in der äussern Haut, in den Papillen der Zunge und des rothen Lippenrandes, in der Conjunctiva des Auges aufgefunden. Sie sind von kugelförmiger oder ellipsoidischer Gestalt und haben eine Länge von $^1/_{40}$—$^1/_{10}$, eine Breite von $^1/_{75}$—$^1/_{50}$ Mm. Jeder Endkolben besteht aus

einer bindegewebigen, mit Kernen besetzten Hülle, der unmittelbaren Fortsetzung des Neurilemmas. Die Nervenfaser tritt am einen Ende in den Kolben ein, wird blasser und schmäler und scheint mit einer leichten Anschwellung (vielleicht im Innern einer centralen Zelle) zu endigen. Die Tastkörper sind etwas grössere Gebilde, die man nur in den Papillen der durch besondere Empfindlichkeit sich auszeichnenden Hautstellen vorfindet. Sie sind gleichfalls von einer mit Kernen versehenen Bindegewebshülle umgeben. In dieser findet sich dann aber ein ellipsoidischer Körper, der aus Zellen, zellenähnlichen Endgebilden und Bindesubstanz besteht, und in welchen von der Basis des Tastkörperchens aus Nervenfasern eintreten. Die Pacini'schen Körper (Fig. 106) erreichen schon die Sichtbarkeit mit blossem Auge. Sie besitzen eine Grösse von 1—4 Mm. und finden sich namentlich im Unterhautzellgewebe als Endorgane der Hautnerven der Handfläche und der Fusssohle, ausnahmsweise auch an andern Hautnerven; ausserdem kommen aber diese Körperchen in den Synovialmembranen der Gelenke, an den Nerven der sympathischen Geflechte neben der Aorta abdominalis und im Gekröse des Dünndarms vor. Sie sind daher wahrscheinlich nicht wirkliche Tastorgane, sondern stehen möglicher Weise in Beziehung zu den Gemeingefühlsempfindungen. Ein jeder Pacini'sche Körper besteht aus einer grossen Zahl concentrischer Schichten aus Bindesubstanz. Diese setzen sich in den Stiel des Körpers fort, in welchem letzteren eine Nervenfaser eingeschlossen liegt. Im Innern findet sich ein centraler, von einer hellen Flüssigkeit erfüllter Raum. Sobald die Nervenfaser aus dem Stiel in diesen centralen Raum eingetreten ist, wird sie blasser und schmäler und endigt im obern Theil desselben häufig zwei- oder dreigespalten mit knopfförmigen Anschwellungen, ähnlich wie in den Endkolben. Wahrscheinlich sind auch hier die Endigungen in Zellen oder aus Zellen hervorgegangenen Endgebilden eingeschlossen.



Fig. 106. Nervenendigung in einem Pacini'schen Körper.

Von den drei hier aufgezählten Endorganen der Nerven in der Haut sind die letztgenannten, die Pacini'schen Körper, am längsten bekannt. Sie wurden schon im vorigen Jahrhundert von Vater gesehen und in diesem von Pacini, Henle, Kölliker u. A. genauer beschrieben. Die Tastkörper wurden 1852 von Meissner und R. Wagner entdeckt und als die eigentlichen Tastorgane gedeutet. Einige Jahre später wurden dann durch W. Krause die einfachen Endkolben aufgefunden, die in ihrer Structur eine Art Mittelglied zwischen den Pacini'schen und Tastkörperchen darstellen. Die von Rauber in den Gelenkkapseln aufgefundenen Pacini'schen Körper werden von Krause als Endkolben aufgefasst. Auf die Bedeutung der Endkolben und Tastkörper als Tastorgane schliesst man im wesentlichen nur aus der Thatsache, dass diese Gebilde an denjenigen Stellen der Haut und ihrer Fortsetzungen, welche mit besonders feinem Gefühle begabt sind, am reichlichsten sich finden. Da aber an andern Hautpartieen solche Endorgane nicht nachgewiesen sind, so müssen auch ohne sie

Tastempfindungen stattfinden können. In der That liegt aus neuerer Zeit eine Reihe von Beobachtungen vor, nach denen die allgemeinste Form der Tastnervendigung der Eintritt der Fasern in einfache Zellen zu sein scheint. Hensen sah zuerst in der Haut der Froschlarve die feinsten Endfäden der Nerven in Epidermiszellen eindringen, in deren Kernkörperchen sie zu endigen schienen. Eine ähnliche Endigungsweise fand dann Leydig in den Hautpapillen der Tritonen und Merkel in der Haut der Vögel und Säugethiere auf. Dass die Tastkörperchen eine zellige Zusammensetzung besitzen, beobachtete schon Langerhans. Nach Merkel sind diese Zellen die Endigungsorte der Nervenfasern. Nach Ranvier endigen die letzteren in scheibenförmigen Gebilden (Tastscheiben) zwischen den Zellen *).

Die sämmtlichen Empfindungen, die in unserer Haut durch äussere Eindrücke entstehen, bezeichnen wir als Tastempfindungen, und die Haut selbst wird daher auch das Organ des Tastsinns genannt. Die Tastempfindungen sind theils Druckempfindungen, theils Temperaturempfindungen. Man scheidet daher den Tastsinn in einen Drucksinn und in einen Temperatursinn, denen sich als dritter noch der Ortssinn, die Fähigkeit alle auf die Haut geschehenden Eindrücke zu Ortsvorstellungen zu verarbeiten, hinzugesellt.

Wir folgen in der Unterscheidung des Tastsinns in einen Druck-, Temperatur- und Ortssinn dem Vorbilde E. H. Weber's, da diese Unterscheidung die übersichtliche Darstellung der Thatsachen erleichtert. Es wäre jedoch irrig, wenn man Druck-, Temperatur- und Ortssinn sich ähnlich gegenüberstellen wollte wie etwa Gesichts- und Gehörssinn. Schon der Druck- und Temperatursinn sind eher als verschiedene Empfindungsqualitäten eines und desselben Sinnes aufzufassen. Der Ortssinn vollends besteht nur in der Verarbeitung der Druck- und Temperaturempfindungen zu räumlichen Vorstellungen, er ist diesen Empfindungen gegenüber ebenso wenig ein besonderer Sinn wie die räumliche Gesichtsvorstellung gegenüber den Licht- und Farbenempfindungen.

1) Der Drucksinn, die Fähigkeit unserer Haut, einen äussern Druck zu empfinden und Grade desselben zu unterscheiden, folgt dem psycho-physischen Gesetze (§. 107, 1). Innerhalb der Grenzen des letztern unterscheiden wir Gewichte, die sich ungefähr wie 2 : 3 zu einander verhalten. An den verschiedenen Hautstellen ist die Empfindlichkeit für Druckunterschiede nahezu gleich gross. Die sehr nervenreichen Theile, wie die Fingerspitzen, die Lippen, die Zunge, übertreffen nur um weniges die nervenärmeren Theile, wie Rücken, Brust, Arme u. s. w.

---

*) Kölliker u. Henle, über die Pacini'schen Körperchen, 1844. Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut, 1853. W. Krause, die terminalen Körperchen der einfach sensibeln Nerven, 1860. Derselbe, anatomische Untersuchungen, 1861. Hensen, Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 4. Merkel, ebend. Bd. 11. Leydig, morphol. Jahrbuch Bd. 2, 1876. Ranvier, compt. rend. t. 85.

Den Drucksinn verschiedener Hautstellen verglich Weber, theils indem er die verschiedene Empfindlichkeit derselben für Druckunterschiede prüfte, theils indem er gleichzeitig auf die verschiedenen Theile dasselbe Gewicht legte. Es schien dann das Gewicht auf der unempfindlicheren Stelle das leichtere zu sein; damit z. B. ein Gewicht auf der Haut des Vorderarms einem solchen auf der Haut der Finger gleich erscheine, musste es sich zu diesem wie 7 : 6 verhalten. Die Reizschwelle, der kleinste Druck, welchen unsere Haut noch eben zu empfinden vermag, ist nach den Beobachtungen von Aubert und Kammler sehr verschieden je nach der Hautstelle. Derselbe betrug z. B. nur 0,002 Grm. an Stirn, Schläfe, Vorderarm, Handrücken, 0,04—0,05 Grm. an Kinn, Bauch und Nase. Die individuellen Schwankungen sind sehr bedeutend.

2) Die Temperaturempfindungen der Haut sind theils Wärme-, theils Kälteempfindungen. Beide entstehen, sobald die Temperatur der Umgebung oder eines berührenden Körpers entweder höher oder niedriger ist als die Eigenwärme der Haut. Bei der Mitteltemperatur der Haut, die ungefähr bei 18,4° C. liegt, können schon Temperaturschwankungen von $^1/_6$—$^1/_8$° wahrgenommen werden. An den verschiedenen Hautstellen verhält sich diese Empfindlichkeit ziemlich gleich. Entfernt sich die Temperatur von dem angegebenen Punkte, so muss die Temperaturschwankung immer bedeutender werden, um einen Unterschied der Empfindung zu veranlassen. Auch hier folgt die Abhängigkeit der Empfindung vom Reiz dem psycho-physischen Gesetze.

Zur Untersuchung der Empfindlichkeit der Haut gegen Wärmeschwankungen benützt man Wasser von verschiedenen Temperaturen, das in neben einander gestellte mit empfindlichen Thermometern versehene Gefässe gebracht wird. Man regulirt dann so lange die Temperaturen, bis ein eingetauchter Finger einen eben merklichen Unterschied derselben wahrnimmt. Auf einige interessante Erscheinungen bei diesen Temperaturversuchen haben Weber und Hering aufmerksam gemacht. Unser Wärmesinn zeigt uns nicht den Act des Steigens und Fallens der Temperatur an, sondern den Unterschied derselben von der jeder Hautstelle eigenen Normaltemperatur. Durch Anpassung an die äussere Umgebung kann aber dieser Nullpunkt unseres Wärmesinns nach oben oder unten verschoben werden (Hering.). Unser Urtheil über die Grösse der Temperaturschwankung ist ferner abhängig von der Grösse der Hautstelle, die von dem Wärmereiz getroffen wird. Wenn man auf der einen Seite die ganze Hand, auf der andern bloss einen Finger in warmes oder kaltes Wasser eintaucht, so ist auf der ersteren Seite die Temperaturempfindung intensiver (Weber). Leicht verständlich ist es endlich, dass bei Körpern, die besser die Wärme leiten, die Temperaturdifferenz von der Haut stets grösser zu sein scheint. So erscheint ein Stück Metall wärmer als ein Stück Holz, Wasser wärmer als Oel, wenn beide auf den gleichen Temperaturgrad erwärmt sind. Kalte Körper scheinen uns schwerer zu sein als warme von gleichem Gewicht *).

3) Unter dem Ortssinn versteht man die Fähigkeit, die Druck- oder Temperatureindrücke auf die Hautstelle zurück zu beziehen, auf

*) E. H. Weber, Wagner's Handwörterb. der Physiologie Bd. 3, 2. Fechner, Elemente der Psychophysik, Bd. 1. Hering, Wiener Sitzungsber. Bd. 75.

welche sie einwirken. Die Feinheit des Ortssinns bemisst man nach der Vollkommenheit, mit welcher die Eindrücke localisirt werden. Es gibt daher zwei Methoden, um dieselbe zu prüfen. Die erste besteht darin, dass man untersucht, wie gross der Irrthum ist, der bei der Localisation der Eindrücke entstehen kann. Je bestimmter die von einem Eindruck getroffene Hautstelle erkannt wird, um so feiner ist natürlich der Ortssinn derselben. Die zweite Methode besteht darin, dass man zwei Eindrücke in einiger Entfernung von einander auf die betreffende Hautstelle einwirken lässt. Je geringer die Distanz ist, die man hierbei den Eindrücken geben darf, damit sie noch gesondert aufgefasst werden, um so grösser ist die Feinheit des Ortssinns. Diese letztere Methode, welche die schärfsten Resultate liefert, gründet sich darauf, dass zwei Eindrücke, sobald sie innerhalb eines Hautbezirks geschehen, in welchem die Localisation unbestimmt bleibt, nicht von einander geschieden werden können. Der Versuch zeigt nun, dass die so gemessene Feinheit des Ortssinns an den verschiedenen Stellen unserer Hautoberfläche ausserordentlich differirt. Die Zungenspitze unterscheidet noch zwei Eindrücke, wenn die Distanz derselben nicht mehr als 1 Millim. beträgt, an den Fingerspitzen ist 2 Mm., am rothen Lippenrand 4 Mm. die Grenze der gesonderten Wahrnehmung, am Handrücken, am Halse steigt die Distanz auf 28—30, auf der Haut des Rückens, des Oberarms und Oberschenkels sogar auf 68 Mm.

Die Feinheit des Ortssinns ist bei einem und demselben Individuum nach Aufmerksamkeit und Uebung ziemlich veränderlich. Der Einfluss der Uebung macht sich sehr rasch geltend, indem bei öfterer Wiederholung der Versuche die kleinste wahrnehmbare Distanz sich beträchtlich verringert; die Uebung zeigt nach Volkmann anfangs einen langsamen, dann einen raschen und zuletzt wieder einen immer langsamer werdenden Fortschritt, bis endlich eine Grenze erreicht ist, über die hinaus der Ortssinn nicht mehr weiter vervollkommnet werden kann. Dabei ist jedoch die Verfeinerung des Ortssinns auf die geübte und auf die zu ihr symmetrische Hautstelle der andern Körperseite beschränkt. Von dem Einfluss der Uebung hängt es ohne Zweifel ab, dass der Ortssinn der Blinden immer einen hohen Grad von Feinheit erreicht (Czermak). Die Genauigkeit der Localisation wird ferner begünstigt durch die Bewegung der Tastorgane: die beweglichsten Theile, die Finger- und Zehenglieder, sowie die Zunge, haben daher den feinsten Ortssinn, und an den Extremitäten erhöht sich die Schärfe des letzteren mit der Entfernung von der Gelenkaxe (Vierordt). Ermüdung des Tastorgans durch oft wiederholte Eindrücke verringert die Fähigkeit der räumlichen Unterscheidung; denselben Einfluss hat beträchtliche Temperaturerniedrigung (Goltz). Sehr grosse Störungen der Localisation findet man endlich in paralytischen Zuständen (Wundt).

Um die Localisation der Tasteindrücke und ihre Abhängigkeit von der getroffenen Hautstelle, von der Aufmerksamkeit, Uebung u. s. w. zu

erklären, kann man annehmen, dass jede Hautstelle eine locale Färbung der Empfindung besitzt, durch welche der Tasteindruck sich örtlich unterscheidet, und welche daher als Localzeichen benützt wird. Wir müssen voraussetzen, dass die locale Färbung der Empfindung von Punkt zu Punkt stufenweise sich ändert, und dass diese Abstufung an den verschiedenen Hautstellen je nach der Feinheit ihres Ortssinns mit verschiedener Geschwindigkeit geschieht. So lange die Abstufung der localen Färbung für unser Bewusstsein nicht merklich ist, fliessen uns alle getrennten Eindrücke in einen zusammen. Der Einfluss der Aufmerksamkeit und Uebung erklärt sich daraus, dass wir durch beide Momente Differenzen der Empfindung, die uns sonst entgehen, unterscheiden lernen. In entgegengesetzter Richtung wirken Ermüdung, Kälte u. dergl. Einen Hautbezirk, innerhalb dessen die locale Empfindungsbeschaffenheit so wenig sich verändert, dass die Eindrücke verschmelzen, nennt man einen Empfindungskreis. Der Durchmesser eines Empfindungskreises beträgt also z. B. an der Zungenspitze 1, an der Fingerspitze 2, am Oberschenkel und Rücken 68 Mm., wobei jedoch im Auge zu behalten ist, dass diese Grössen durch die angegebenen Momente veränderlich sind.

E. H. Weber hat zuerst beobachtet, dass zwei Eindrücke, die nicht eine gewisse, an den verschiedenen Hautstellen wechselnde Grenze der Entfernung überschreiten, in eine räumliche Empfindung zusammenfliessen, und er hat diese Thatsache sogleich zur Bestimmung der Feinheit des Ortssinns benützt. Da sich der Ortssinn vor dem Druck- und Temperatursinn durch seine grosse Verschiedenheit an den einzelnen Stellen der Haut auszeichnet, so nahm Weber an, dass die Feinheit des Ortssinns von dem Reichthum an primitiven Nervenfasern, die Feinheit des Drucksinns dagegen von der Menge der Verzweigungen herrühre, welche die primitiven Nervenfasern innerhalb der Haut erfahren. Weber setzte ferner voraus, dass sich zu jedem Empfindungskreis eine Primitivfaser begebe, dass also die Eindrücke so lange räumlich zusammenfliessen, als sie in das Gebiet einer einzigen Nervenfaser fallen. Später modificirte er diese Annahme dahin, dass immer eine grössere Anzahl von Empfindungskreisen zwischen den Eindrücken gelegen sein müsse, wenn dieselben unterschieden werden sollten. Hieraus konnte auch der Einfluss der Uebung erklärt werden, indem man voraussetzte, dass bei ihr die Zahl der Empfindungskreise, die zwischen den Eindrücken liegen müsse, um dieselben zu unterscheiden, immer mehr abnehme. Dieser nativistischen Hypothese gegenüber, welche die ganze Localisirung der Eindrücke aus der Lagerung der Nervenfasern zu erklären strebte, wurde durch Lotze eine psychologische Theorie angebahnt. Er stellte den Begriff des Localzeichens auf, als eines den Eindruck begleitenden Vorgangs, durch welchen die getroffene Stelle gleichsam dem Bewusstsein signalisirt werde. Meissner, Czermak u. A. haben versucht, diesem zunächst ohne weitere Bestimmung hingestellten Begriff des Localzeichens speciell für die Haut eine physiologische Deutung zu geben. Ich habe dagegen darauf hingewiesen, dass es zur Ableitung aller Erscheinungen genügt, wenn man das Localzeichen als eine locale Färbung der Tastempfindung auffasst, die von Punkt zu Punkt sich abstufe, und dass man dann von allen anatomisch oft noch wenig begründeten Annahmen über Beschaffenheit und

Lagerung der Endorgane in der Haut vollkommen absehen kann. Das Localzeichen für sich genügt jedoch nur so lange zur Erklärung der räumlichen Localisation der Tasteindrücke, als man die Mithülfe des Gesichtssinns voraussetzt. Hier wird das Localzeichen eine Phantasievorstellung der getroffenen Hautstelle erzeugen, welche aus vorangegangenen unmittelbaren Gesichtsanschauungen stammt. Wo diese Controle durch den Gesichtssinn gänzlich fehlt, beim Blindgeborenen, da müssen wir jedenfalls annehmen, dass die Localisation der Tasteindrücke durch die gleichzeitig stattfindenden, von Empfindungen begleiteten Tastbewegungen geschieht, ähnlich der Localisation der Netzhauteindrücke (vgl. §. 126). Dass aber auch beim Sehenden die Bewegungen zur Localisation der Tasteindrücke beitragen, geht wohl aus der Thatsache hervor, dass an den Extremitäten die Feinheit der Ortsunterscheidung mit der Entfernung von der Gelenkaxe zunimmt. Diese Regel ist am deutlichsten an den Armen nachzuweisen, wo fast vollkommen stetig vom Oberarmgelenk bis zu den Fingerspitzen die Localisationsschärfe zunimmt. An den unteren Extremitäten ist das Verhältniss, wahrscheinlich wegen der grösseren Complication der Bewegungen, ein weniger einfaches, indem hier der Raumsinn bis zum Knie ziemlich rasch zunimmt, dann aber am Unterschenkel wieder stumpfer wird und dies ziemlich gleichmässig bleibt bis zu den Zehen, wo er nochmals anwächst. Am Kopfe sind nächst der Zunge die Augenlider der schärfsten Unterscheidung fähig*).

§. 109. Die Muskel- und Innervationsempfindungen.

Die Muskeln sind 1) selbst der Sitz von Muskelempfindungen, welche durch die Reizung sensibler Nervenfasern innerhalb der Muskeln entstehen, und 2) werden in sie centrale Empfindungen projicirt, welche die die Muskelcontraction auslösenden Willensimpulse begleiten, Innervationsempfindungen (Bewegungsempfindungen). Die ersteren sind wahrscheinlich in allen Muskeln, den willkürlichen sowohl wie den unwillkürlichen, zu finden, die letzteren sind auf die willkürlichen Muskeln beschränkt. Die Muskelempfindungen begleiten die gewöhnlichen Leistungen der Muskeln nicht in merklichem Grade. Dies scheint daraus hervorzugehen, dass mässige Contractionen unwillkürlicher Muskeln, wie des Herzens, des Uterus, des Darmes, nicht empfunden werden, während heftige Contractionen dieser gerade so wie der willkürlichen Muskeln Schmerzempfindung erregen können. Die eigentlichen Muskelempfindungen begleiten daher offenbar nur theils stärkere Anstrengungen theils auch äussere Verletzungen der Muskeln; ebenso rührt das nach lange dauernder Arbeit in den willkürlichen Muskeln zurückbleibende Ermüdungsgefühl ohne Zweifel von der Reizung der sensibeln Nerven des Muskels

*) E. H. Weber, a. a. O. Lotze, medicinische Psychologie, 1852. Czermak, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 15 u. 17. Volkmann, Leipziger Sitzungsberichte, 1858. Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung, 1862, Grundzüge der phys. Psychologie, 1874. Vierordt (Kottenkamp u. Ullrich, Paulus, Hartmann) Zeitschr. f. Biologie Bd. 6, 7 u. 11.

her. Die Innervationsempfindungen begleiten dagegen jede, auch die geringste Bewegung der willkürlichen Muskeln, und wir entnehmen denselben ein genaues Maass sowohl für die Kraft wie für den Umfang der ausgeführten Bewegungen. In beiden Beziehungen folgen diese Empfindungen dem psycho-physischen Gesetze. Indem wir Gewichte heben, können wir dieselben ihrer Grösse nach von einander unterscheiden, wenn sie ungefähr um $^1/_{17}$ ihres Betrags differiren (Weber). Um die gleiche relative Grösse muss der Umfang zweier Bewegungen eines Muskels verschieden sein, wenn derselbe bei gleicher Anfangsbelastung soll unterschieden werden (Wundt). Der Sitz der Innervationsempfindungen sind höchst wahrscheinlich nicht die Muskeln selbst, sondern die motorischen Nervenzellen, da wir nicht nur von einer wirklich stattfindenden, sondern auch von einer bloss intendirten Bewegung eine Empfindung haben; es scheint hiernach, dass unmittelbar mit der motorischen Innervation die Bewegungsempfindung verknüpft ist. Kraft und Umfang der Bewegung werden wahrscheinlich nur an äusseren Momenten, Druck und Faltenbildung der Haut u. s. f., von einander unterschieden werden; es scheint dies daraus hervorzugehen, dass jene Unterscheidung nicht vollkommen sicher ist, indem wir eine solche Bewegung, zu der eine grössere Kraftanstrengung erforderlich ist, häufig für eine Bewegung von grösserem Umfang halten.

Die Existenz der Innervationsempfindungen ist von manchen Physiologen ganz geleugnet worden. Dieselben nahmen an, dass wir nur durch die Hautempfindungen das sichere Maass unserer Bewegungen empfangen. Ein Beweis hiergegen liegt aber in der von E. H. Weber festgestellten Thatsache, dass die Empfindlichkeit für das Heben von Gewichten weit feiner ist als diejenige für den Druck von Gewichten. Aus den zahlreichen sonstigen Erscheinungen, welche sich auf andere Weise als durch Innervationsempfindungen kaum erklären lassen, heben wir hervor das genaue Maass der Convergenz und Divergenz der Augen und die eigenthümlichen Sehstörungen bei der Parese (theilweisen Lähmung eines Augenmuskels (vgl. §. 126). Aus den letzteren sowie aus den ähnlichen Störungen in den Ortsbewegungen, die man bei der Parese der Sceletmuskeln beobachtete, geht namentlich hervor, dass wir nicht die wirkliche sondern nur die durch unsern Willen intendirte Contraction der Muskeln empfinden. Ein Paretischer glaubt z. B. beim Gehen grössere Schritte zu machen, als wirklich der Fall ist; oder bei Parese des Abducens am rechten Auge erscheinen beim Sehen mit dem paretischen Auge alle Gegenstände nach rechts verschoben, offenbar weil auch hier eine grössere Innervationsanstrengung als früher aufgewandt werden muss, um das Auge nach rechts zu drehen. Aus den so für die Regulirung unserer Bewegungen ausserordentlich wichtigen Innervationsempfindungen können nun aber hinwiederum die Empfindungen bei der Ermüdung, der Schmerz bei heftigen Contractionen der Muskeln u. s. w. nicht wohl erklärt, sondern hierzu müssen sensible Nerven in den Muskeln selbst vorausgesetzt werden. In der That ist es C. Sachs gelungen, solche sowohl auf anatomischem wie auf physiologischem Wege beim Frosche nachzuweisen. Als er die vorderen Rückenmarkswurzeln durchschnitt, fand er im musc. sartorius zwei Nervenfasern nicht degenerirt. Ferner erhielt er bei Reizung des isolirten, aber mit seinen Nerven

in Verbindung gebliebenen Sartorius eines mit Strychnin vergifteten Frosches allgemeine Reflexkrämpfe. Durch diese Versuche ist übrigens nicht ausgeschlossen, dass die sensibeln Nerven nur im Perimysium und nicht in der Muskelsubstanz selbst endigen. Die Endigung im Perimysium würde es erklärlich machen, dass dieselben nur bei heftigen oder lange andauernden Muskelanstrengungen gereizt werden*).

§. 110. Das Gemeingefühl.

Unter dem Gemeingefühl versteht man jene Summe von Sensationen, welche wir nicht auf äussere Objecte und Vorgänge, sondern auf den Zustand und die Veränderungen unseres eigenen Leibes zurückbeziehen. Das Gemeingefühl resultirt daher aus einer Menge von Einzelgefühlen. Die letzteren können in den verschiedensten mit sensibeln Nerven versehenen Theilen ihren Sitz haben, sowohl in den eigentlichen Sinnesorganen wie in andern Organen unseres Körpers. Die Sensationen der Sinnesorgane tragen namentlich dann zum Gemeingefühl bei, wenn sie sehr heftig sind, so dass der objective Vorgang, auf den sie bezogen werden können, vor dem Leiden des Organs selber zurücktritt. Die Sensationen in den übrigen mit sensibeln Nerven versehenen Theilen, wie in den Schleimhäuten, serösen Häuten, Knochen u. s. w., können wir als specifische Organempfindungen oder Organgefühle bezeichnen. Sie erregen gewöhnlich nur dann unsere Aufmerksamkeit, wenn sie zum Schmerze sich steigern, und haben dann die Bedeutung pathologischer Symptome. In dem Schmerz aber verwischen sich, um so mehr je intensiver er ist, die eigenthümlichen Verschiedenheiten jener Gefühle. Grösstentheils hierin liegt der Grund, dass dieselben nur mangelhaft von einander getrennt und nur sehr unbestimmt localisirt werden. Einen wesentlichen Theil des Gemeingefühls bilden die im vorigen § erörterten Muskel- und Innervationsempfindungen, von denen die letzteren zwischen den Empfindungen der objectiven Sinne und den rein subjectiven Organgefühlen insofern in der Mitte stehen, als sie zwar auf Veränderungen des eigenen Leibes bezogen werden, aber zugleich bei der Ausbildung unserer Vorstellungen von den Aussendingen wesentlich betheiligt sind.

Die Lehre vom Gemeingefühl gehört zu den dunkelsten Partieen in der Physiologie der Sinne. Joh. Müller leugnete die Existenz eines Gemeingefühls, indem er die Empfindungen, die man unter dasselbe geordnet hatte, dem allgemeinen Gefühlssinn oder Tastsinn beizählte, der nach ihm nicht bloss in der Haut, sondern auch in den Muskeln und in den andern innern Organen seinen Sitz haben sollte. Diese Ansicht wurde mit triftigen Gründen von E. H. Weber widerlegt, welcher einige der Einzelgefühle, die das Gemeingefühl zusammensetzen, zuerst schärfer von einander trennte; Gemeingefühl nannte er dann einfach das

---

*) Weber, Art. Tastsinn. Wundt, physiol. Psychologie. C. Sachs, Archiv für Anatomie u. Physiol., 1874.

Bewusstsein von dem Zustand unserer sämmtlichen Empfindungsnerven. Dass übrigens das Gemeingefühl nicht, wie man mit Weber allgemein annahm, einfach als die Summe der Einzelgefühle betrachtet werden kann, sondern dass es aus den letzteren durch einen bestimmten psychologischen Process hervorgegangen sein müsse, habe ich in meinen Beiträgen erörtert*). Diejenigen für das Gemeingefühl bedeutungsvollen Einzelgefühle, die für bestimmte Functionen eine Wichtigkeit haben, wie das Hunger- und Durstgefühl, sind gehörigen Orts schon betrachtet worden.

3. Der Gesichtssinn.

§. 111. Bau des Auges.

Das Auge ist ein nahehin kugelförmiges Organ mit hinter einander gelegenen durchsichtigen Theilen, die von mehreren Häuten, deren vorderste gleichfalls durchsichtig ist, umschlossen sind. Die Form des Auges weicht von derjenigen einer Kugel merklich ab, indem die hintere Seite abgeplattet und der Aequator oben, unten, rechts und links durch die hier verlaufenden geraden Augenmuskeln etwas eingedrückt ist. Als Axe des Auges bezeichnet man eine durch den Mittelpunkt des ganzen Auges und den Mittelpunkt der durchsichtigen Augenhaut gezogene Linie. Die Grösse dieser Linie schwankt am menschlichen Auge nach verschiedenen Messungen zwischen 23,7 und 25,5 Millim.

Die im Innern des Auges sich befindenden durchsichtigen Theile sind: 1) die in der vordern Augenkammer angesammelte wässerige Feuchtigkeit (Fig. 107 B); 2) die Krystalllinse (L), ein farbloser, biconvexer Körper, dessen Vorderfläche etwas weniger gewölbt ist als die hintere, und der von einer glashellen, structurlosen Membran, der Linsenkapsel, umschlossen wird; die Substanz der Linse selbst besteht aus Fasern (S. 19), sie ist von gallertartiger Consistenz, an der Peripherie weicher, gegen den Kern hin fester, und hat die Eigenschaft, das Licht stark und doppelt zu brechen; 3) der Glaskörper (G), eine weiche, fast flüssige Masse, die von einer structurlosen Membran, der Glashaut (g), umhüllt ist, letztere ist mit ihrer vordern Fläche an die hintere Wand der Linsenkapsel befestigt.

Wässerige Feuchtigkeit, Linse und Glaskörper sind von drei in einander geschachtelten Systemen von Häuten eingeschlossen: 1) von der äusseren festen Kapsel des Augapfels, der Sehnenhaut (Sclerotica) und der durchsichtigen Augenhaut (Cornea) (S und C); 2) von der Uvea oder Gefässhaut, die aus der die Innenfläche der Sclerotica überziehenden Aderhaut oder Chorioidea (Ch) mit dem Ciliarkörper (h) und der vorn als bewegliche Blendung die Pupille umgebenden Regenbogenhaut, Iris (I), besteht; 3) von der Netzhaut oder Retina (R), die den Glaskörper einschliesst, und die vorn vermittelst der Zonula Zinnii (z) an die Linse sich ansetzt.

*) Weber, Handwörterb. der Phys., Bd. 3, 2. Wundt, Beiträge, 6.

Die Sclerotica ist eine weisse, aus Sehnengewebe bestehende derbe Membran, welche den Augapfel an seinem grössten Theil umgibt und hauptsächlich die Form desselben bestimmt. In sie ist vorn die Cornea eingefügt, eine ebenfalls feste, aber vollkommen durchsichtige Membran, die von vorn nach hinten aus folgenden Schichten zusammengesetzt ist: aus einem Pflasterepithelium, das auf sie von der Bindehaut der Augenlider aus sich fortsetzt (c'), aus der eigentlichen Substanz der Hornhaut, die dem Knorpel verwandt ist, und aus Zellen mit einer homogenen, aber leicht in Platten oder Fasern zerfallenden Intercellularsubstanz besteht, und endlich aus der Descemet'schen Haut oder Wasserhaut (d), einer dünnen, structurlosen Membran, die nach innen, wo sie die vordere Augenkammer

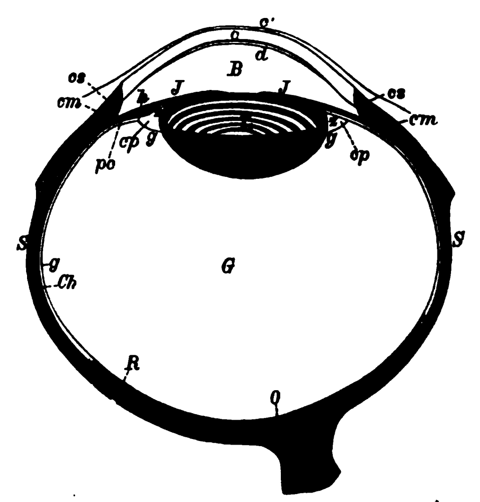


Fig. 107. Schematischer Durchschnitt des Augapfels.

begrenzt, mit einer Schichte polygonaler Epithelzellen überkleidet wird. An der Grenze zwischen Hornhaut und Sclerotica liegt der Schlemm'sche Canal (c s), ein venöser Sinus, der durch das Auseinanderweichen der elastischen Fasern der Sclerotica entsteht.

Das System der Uvea besteht aus einem bindegewebigen Stroma, das von zahlreichen Gefässen durchzogen und auf seiner inneren Fläche mit einer Lage von Pigmentzellen bedeckt ist. An zwei Stellen ist die Uvea fest mit der Sclerotica verbunden: an der Eintrittsstelle des Sehnerven (O) und an der inneren Wand des Schlemm'schen Canals (c s); letztere Befestigung bildet zugleich die Grenze zwischen Aderhaut und Iris. Die Aderhaut ist in ihrem hintern Abschnitt fast bloss aus Gefässen und einem spärlichen Bindegewebe zusammengesetzt, in ihrem vordern Abschnitt legt sich auf ihre äussere Fläche ein aus glatten Fasern bestehender Muskel, der Ciliarmuskel (c m), und unter diesem bildet das Aderhautgewebe regelmässige Falten, die Ciliarfortsätze. Die Fig. 107 zeigt auf der linken Seite

den ganzen Querschnitt einer Falte (p c). Der Ciliarmuskel verbindet die Wölbung der Aderhaut mit der innern Wand des Schlemm'schen Canals und kann daher ebensowohl die Aderhaut anspannen wie die Wand des Schlemm'schen Canals, den Ansatzpunkt der Iris, nach hinten rücken. Die Ciliarfortsätze trennen sich von dem Ciliarmuskel und endigen mit frei hervorstehenden Spitzen auf der hintern Seite der Iris. Die Iris besteht gleich der Aderhaut aus einer bindegewebigen, gefässreichen Grundlage, die auf ihrer hinteren Seite mit Pigmentzellen bekleidet ist, welche letzteren häufig noch in das Stroma sich erstrecken und dann eine dunklere Färbung der Regenbogenhaut verursachen. Auf ihrer vordern Seite liegt ein Epithel, die Fortsetzung des Epithels der Wasserhaut. Ausserdem gehen zwei Lagen glatter Muskelfasern in das Gewebe der Iris ein. Die eine, der Schliessmuskel der Pupille, umgibt als ein schmaler Ring den Rand der Pupille. Die andere, der Erweiterer der Pupille, verläuft mit strahligen Fasern von der Wand des Schlemm'schen Canals entspringend und verliert sich in den Fasern des Ringmuskels. Beide Muskellagen liegen unter dem Bindegewebsstroma, nach hinten nur noch bedeckt von der Pigmentzellenschichte. Die Iris ist schwach nach vorn gewölbt, zuweilen auch vollkommen glatt, und liegt dicht der Linse an.

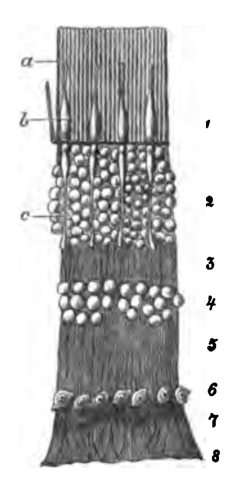


Fig. 108. Schichten der Retina.

Die Netzhaut oder Retina ist die flächenförmige Ausbreitung des Sehnerven mit den zugehörigen Endorganen der Nervenfasern. Sie ist im vollkommen unveränderten Zustande, wie Boll entdeckte, von dunkelrother Farbe. Durch die Einwirkung von Licht geht diese aber in kurzer Zeit durch orange und gelb in weiss über. Anfangs noch durchsichtig, trübt sich die Netzhaut allmälig im todten Auge und stellt so eine milchweisse Membran dar. Sie verdünnt sich gegen das vordere Ende des Auges, und am Anfang der Ciliarfortsätze endigt sie mit einem gezackten Rande, der sowohl an die Ciliarfortsätze wie an die Glashaut angewachsen ist (ora serrata retinae). Die folgenden in Fig. 108 halb schematisch dargestellten Schichten setzen von aussen nach innen die Netzhaut zusammen: 1) Die Schichte der Stäbchen und Zapfen (1). Beide sind cylindrische Elemente, die Stäbchen (a) schmäler und länger (0,0018 Mm. breit und 0,063—0,081 lang), die Zapfen (b) dicker und kürzer (ihr grösster Querschnitt beträgt 0,0020—0,0060 Mm.). An einer vom Sehnerveneintritt nach der Schläfe zu gelegenen gelblichen Stelle, dem gelben Fleck (macula lutea), stehen die Zapfen am dichtesten und befinden sich keine Stäbchen; letztere beginnen am Rand des gelben Flecks, ihre Zahl nimmt bis zu einer die macula lutea in geringer Entfernung umkreisenden Linie

zu, von da an bis zur ora serrata scheint dann das Mengenverhältniss der beiden Elemente constant zu bleiben. Auf ihrer Innenseite entspringen aus den Stäbchen und Zapfen nervöse Fasern, welche in die folgenden Schichten eintreten, und durch welche jene Elemente schliesslich mit der Ausbreitung des Sehnerven in Verbindung gesetzt werden. Die ganze Schichte der Stäbchen und Zapfen fehlt völlig an der Eintrittsstelle des Sehnerven. Zwischen ihr und den folgenden Retinaschichten findet sich eine glashelle, von den Fortsetzungen der Stäbchen und Zapfen durchbrochene Membran (membr. limitans ext.). 2) Die Körnerschichten. Man unterscheidet deren vier, die äussere Körnerschichte (2), die Zwischenkörnerschichte (3), die innere Körnerschichte (4) und die feingranulirte Schichte (5). 3) Die Nervenzellenschichte (6). Sie besteht aus grossen Nervenzellen, welche einerseits die feinen Fasern der Körnerschichten aufnehmen und anderseits mit den Radialfasern des Sehnerven in Verbindung stehen. 4) Die Nervenfaserschichte (7), aus der Ausbreitung des Sehnerven hervorgehend. Ihre Fasern breiten sich radial über die ganze Netzhaut mit Ausnahme des gelben Flecks aus. Grösstentheils in der Nervenfaserschichte, zum Theil auch noch in der Nervenzellenschichte liegen die von der Mitte des Sehnerven an sich baumförmig verästelnden Gefässe der Netzhaut (art. und ven. centralis retinae). 5) Die Grenzmembran (membr. limitans int., 8), eine glashelle Haut, welche die Netzhaut gegen den Glaskörper abgrenzt, und an welcher bindegewebige Stützfasern sich ansetzen, die von der äussern Körnerschichte an zwischen den nervösen Elementen verlaufen. An ihrem vordern gezackten Rande setzt sich die Retina in eine dünne Lage von Zellen fort, welche die hintere Fläche der Ciliarfortsätze überzieht, und welche man, obgleich sie keine der charakteristischen Retinaelemente mehr enthält, als Ciliartheil der Retina bezeichnet. Zwischen sie und die Glashaut schiebt sich noch eine andere Membran ein, die Zonula Zinnii. Diese drei Membranen, Glashaut, Zonula Zinnii und Membrana limitans, sind an der ora serrata fest mit einander verwachsen. Im weiteren Verlauf sind dann Membrana limitans und Zonula Zinnii dicht an einander und an dem Strahlenkörper befestigt. Am Rand der Linse trennt sich aber die Zonula, um sich hier in einer gewellten Linie mit den Enden ihrer Falten an die Linsenkapsel anzusetzen. Zwischen der vorn an der Linsenkapsel befestigten Zonula und der hinten an derselben angehefteten Glashaut kommt so ein kreisförmiger Canal zu Stande, der Canalis Petitii (cp Fig. 107).

Nähere Aufschlüsse über die Structur der Stäbchen und Zapfen und ihren Zusammenhang mit den folgenden Schichten der Netzhaut verdanken wir namentlich den wichtigen Untersuchungen Max Schultze's, denen wir in der nachstehenden Schilderung folgen. Die Elemente der Stäbchen- und Zapfenschichte, die in Fig. 109 aus der menschlichen Retina genauer dargestellt sind, zerfallen durch eine deutliche Querlinie in ein regelmässig cylindrisches Aussenglied (c) und in ein Innenglied (b), das hauptsächlich die Stäbchen von den Zapfen

unterscheidet. Das Innenglied der Zapfen stellt nämlich einen umfangreicheren birnförmigen Körper dar, während das Innenglied der Stäbchen die cylindrische Form beibehält. Abgesehen von der Form unterscheidet sich das Innenglied beider Elemente durch sein schwächeres Lichtbrechungsvermögen und durch einen feinkörnigen Inhalt von dem homogenen, stark das Licht brechenden und ausserdem doppelbrechenden Aussengliede. Zuweilen trennt sich in dem Innenglied der Zapfen ein stärker brechender linsenförmiger Körper, der an der Grenze des Aussengliedes gelegen ist, von dem übrigen körnigen Inhalt (l, Fig. 110 B). In den Zapfen der Vogelretina (A) ist dieser Körper häufig roth oder gelb gefärbt. Ein ähnlicher, minder stark brechender Körper kommt in dem Innenglied der Stäbchen vor (A, l); in den Zapfen sind manchmal beide Formen combinirt,

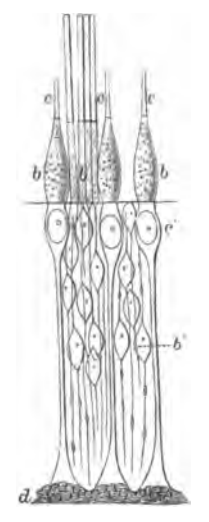


Fig. 109. Stäbchen und Zapfen aus der menschlichen Retina.

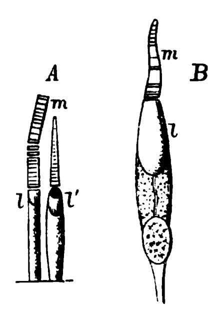


Fig. 110. Stäbchen und Zapfen aus der Vogelretina.

indem eine schwächer brechende Kugel die stärker brechende umfasst (A, l'). Einige Beobachter sahen endlich durch das ganze Innenglied einen Axenfaden, analog dem Axenfaden der Nervenfaser, verlaufen, wir haben denselben nach Krause's Darstellung in Fig. B eingetragen. Das Aussenglied beider Elemente zerfällt insbesondere beim Zusatz von Essigsäure leicht in regelmässige Querplättchen (m): dasselbe scheint somit aus sehr dünnen planparallelen Platten einer stark lichtbrechenden Substanz zu bestehen, zwischen denen noch dünnere Schichten einer schwächer brechenden Substanz sich befinden. Bei manchen Thieren, bei welchen die Aussenglieder der Stäbchen sehr breit sind, zeigen dieselben ausserdem eine Längsstreifung.

Die Elemente der äusseren Körnerschichte bestehen aus den länglichen, unmittelbar an das Innenglied der Zapfen sich anschliessenden Zapfenkörnern (c' Fig. 109) und aus den rundlichen, mit den Stäbchen durch feine Fasern in Verbindung stehenden Stäbchenkörnern (b'). Von

den Zapfenkörnern gehen breitere, von den Stäbchenkörnern feinere nervöse Fasern aus, sie treten in die Zwischenkörnerschichte d ein, indem sie in das Netz feinster Fasern übergehen, aus welchen diese Schichte besteht. Die Fasern der Zwischenkörnerschichte treten dann in radialer Richtung in die innere Körnerschichte (4 Fig. 108) über, deren Elemente sich als Kugeln darstellen, die den Stäbchenkörnern gleichen, und in welche feinste Fasern ein- und austreten. Die austretenden Fasern lösen sich dann endlich in der fein granulirten Schichte (5) in ein unentwirrbares Netzwerk auf*). Ueber die Farbe der Netzhaut und ihre Veränderungen durch das Licht vergl. §. 119.

Zu den oben aufgezählten Bestandtheilen des Augapfels kommen noch die äussern Muskeln des Auges als Hülfsorgane, die für die Leistungen des Gesichtssinns von fundamentaler Bedeutung sind. Durch sechs Muskeln werden die Bewegungen des Auges bewirkt: durch den äussern und innern geraden, den oberen und unteren geraden und den oberen und unteren schiefen Augenmuskel. Die vier erstgenannten entspringen am Umfang des Sehnervenlochs und heften sich gegenüberliegend an den äussern und innern, an den obern und untern Umfang des Augapfels. In Fig. 111 ist das linke Auge mit seinen Muskeln von oben gesehen dargestellt: a ist der äussere, b der innere, c der obere gerade Muskel, der letztere verdeckt den ihm entsprechend verlaufenden unteren geraden Muskel. Der obere schiefe Muskel (d) läuft, nachdem er vom Rand des Sehnervenlochs entsprungen, an der innern obern Seite der Augenhöhle nach vorn, seine Sehne tritt hier durch eine kleine Schleife und heftet sich dann an der oberen Seite des Augapfels an. Der untere schiefe Muskel (in der Fig. nicht sichtbar) entspringt vom innern vordern Umfang der Augenhöhle, läuft unter dem Augapfel nach der Schläfenseite herüber und befestigt sich am äussern hintern Umfang der Augenhöhle.

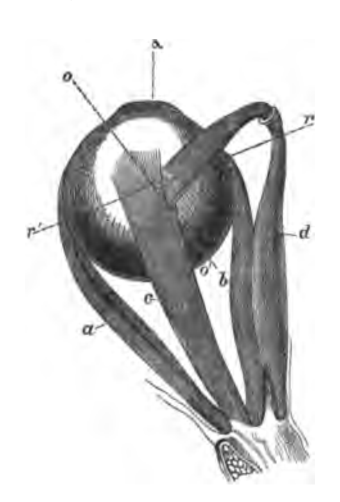


Fig. 111. Muskeln des Auges.

Als Schutzapparate sind die Augenlider mit ihren Wimpern und die Drüsen des Augapfels (Meibom'sche Drüsen, Schleimdrüsen und Thränendrüsen) zu erwähnen. Die Function dieser Schutzapparate erhellt hinreichend aus den anatomischen Verhältnissen, die wir hier als bekannt voraussetzen.

---

*) H. Müller, über die Retina, 1856. M. Schultze, Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. 1 u. 2, und Stricker's Gewebelehre Bd. 2.

A. Gang der Lichtstrahlen im Auge.

§. 112. Allgemeine optische Eigenschaften des Auges.

Die durchsichtigen Medien des Auges sind von nahehin kugelförmigen Flächen begrenzt, die einem centrirten System angehören, d. h. deren Mittelpunkte ziemlich genau in einer einzigen Axe liegen. Es sind drei convexe Flächen, welche dieses System zusammensetzen, die Hornhautfläche, die vordere und die hintere Linsenfläche. Durch die Oberfläche der Hornhaut wird das dichtere Medium der Hornhautsubstanz und der wässerigen Feuchtigkeit von der Luft getrennt; die Krystalllinse aber stellt eine biconvexe Linse dar, welche vorn und hinten von einem dünneren Medium, der wässerigen Feuchtigkeit und der Glasfeuchtigkeit, umgeben ist.

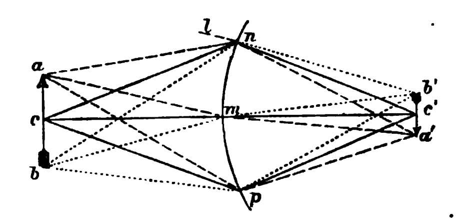


Fig. 112. Strahlenbrechung durch eine Convexfläche.

An einer convexen Oberfläche (Fig. 112), die ein dichteres nach rechts liegendes Medium von einem dünneren, nach links gelegenen trennt, werden alle von einem Punkte c vor der Convexfläche ausgehenden Strahlen c n, c p so gebrochen, dass sie sich hinter der Convexfläche im Punkte c′ wieder ansammeln; nur der mittlere oder Axenstrahl c m geht ungebrochen hindurch, die Ablenkung aller andern Strahlen aber wird bestimmt: 1) durch den Winkel, welchen ein jeder mit einem am Einfallspunkt auf die Tangente der Fläche errichteten Loth, dem Einfallsloth l, bildet; den Winkel a n l nennt man den Einfallswinkel des Strahls a n, den Winkel, welchen der gebrochene Strahl n a′ mit dem Einfallsloth bildet, dagegen den Brechungswinkel: beide Winkel liegen in einer und derselben Ebene, der Einfallsebene; 2) durch das Verhältniss der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichts in beiden Medien: man nennt dieses Verhältniss das relative Brechungsvermögen oder Brechungsverhältniss der zwei Medien; dasselbe wird in der Regel durch den Buchstaben n bezeichnet und steht zu dem Einfallswinkel α und dem Brechungswinkel β in der constanten Beziehung, dass $n = \frac{\sin. \alpha}{\sin. \beta}$ ist. Bedeutet ferner n′ das Brechungsvermögen des ersten Mediums, n″ dasjenige des zweiten im Verhältniss zum luftleeren Raum, so ist $n = \frac{n'}{n''}$. Verfolgt man nach diesen

Regeln den Weg der von den verschiedenen Punkten a b c eines Gegenstandes ausgehenden Strahlen a n, a m, b m, b n u. s. w., so findet sich, dass die von je einem Punkt ausgegangenen Strahlen hinter der Fläche wieder in je einem Punkt sich vereinigen; man drückt dies durch die Regel aus: homocentrisches Licht bleibt nach der Brechung homocentrisch. Die Lage der Vereinigungspunkte ist aber eine solche, dass von einem Gegenstande a b ein umgekehrtes und verkleinertes Bild a' b' entsteht. Dieses Bild wird ein reelles genannt, weil sich die Lichtstrahlen selbst durchschneiden. Wenn sich die Strahlen bloss in ihren nach rückwärts gezogenen Verlängerungen kreuzen, so nennt man dagegen das Bild ein virtuelles: ein solches entsteht namentlich durch Concavflächen, aber auch eine Convexfläche kann ein virtuelles Bild liefern, wenn die Strahlen so divergent auffallen, dass sie durch die Brechung nicht convergent werden, sondern nur ihre Divergenz vermindern. Die Bildpunkte und ihre zugehörigen Objectpunkte, also a' und a, b' und b, heissen conjugirte Vereinigungspunkte, da, wenn a' der Objectpunkt wäre, die Strahlen so verlaufen würden, dass sie sich in a als Bildpunkt vereinigten. Die durch den Scheitel m der brechenden Fläche in der Richtung c c' gezogene Linie ist die optische Axe. Denjenigen Punkt der optischen Axe vor der brechenden Fläche, von welchem die Strahlen so ausgehen, dass sie nach der Brechung sämmtlich der Axe parallel werden, nennt man den vordern Brennpunkt; denjenigen Punkt hinter der brechenden Fläche, in welchem jene Strahlen sich durchschneiden, die vor der Brechung der Axe parallel waren, nennt man den hintern Brennpunkt; beide sind conjugirte Vereinigungspunkte. Das Bild eines Gegenstandes, der sich in unendlicher Ferne befindet, fällt somit in den Brennpunkt. Mit der Annäherung des Gegenstandes entfernt sich aber sein Bild von dem Brennpunkt, indem die Strahlen um so weiter hinter dem Brennpunkt zur Vereinigung kommen, je divergenter sie auffallen.

Die Brechung durch eine biconvexe Linse (Fig. 113) setzt sich aus der Brechung an den beiden Linsenflächen zusammen. Da nun bei dem Uebergang aus dem dünneren in das dichtere Medium jeder Strahl dem Einfallsloth l zugebrochen, bei dem Uebergang aus dem dichteren in das dünnere Medium aber von dem Einfallsloth l' weg gebrochen wird, so ersieht man unmittelbar, dass die Biconvexlinse das Licht weit stärker concentrirt als eine convexe Oberfläche von gleicher Krümmung. Man würde aber die Wirkung der Linse annähernd durch die Wirkung einer einzigen stärker gekrümmten convexen Oberfläche ersetzen können. Die Linse macht daher auch, wie die einzelne Convexfläche, homocentrisches Licht wieder homocentrisch, und sie entwirft verkleinerte und umgekehrte Bilder entfernter Gegenstände. Das Gleiche ist bei jedem centrirten Systeme der Fall, welches, gleich dem Auge, aus Convexlinsen und convexen Oberflächen zusammengesetzt ist.

Der Brennpunkt des optischen Systems des Auges liegt in der Netz-

haut. Auf dieser bilden sich also Gegenstände von sehr grosser Entfernung deutlich ab, während nähere Objecte erst hinter der Netzhaut ihre Bilder entwerfen. Das Auge unterscheidet sich nun aber darin von allen künstlich verfertigten optischen Systemen, dass die Krümmung einzelner seiner brechenden Flächen, nämlich der beiden Linsenflächen, durch einen im Auge gelegenen Muskelmechanismus verstärkt werden kann, so dass auch nähere Objecte deutliche Bilder auf der Netzhaut entwerfen. Diese Eigenschaft ist die Anpassung für Nähe und Ferne oder die Accommodation des Auges. Anderseits hat jedoch das Auge mit den künstlichen optischen Systemen gewisse Unvollkommenheiten gemein, die theils von der Unvollständigkeit der Centrirung und von geringen Unregelmässigkeiten in der Gestalt der brechenden Flächen, theils von Trübungen der letzteren, theils endlich davon herrühren, dass das Gesetz der Vereinigung aller homocentrischen Strahlen in einem Punkt überhaupt nur für die central, nahe der Axe auffallenden Strahlen gilt, während die Randstrahlen sich nicht mehr vollkommen in einem Punkte vereinigen. Durch Trübungen der brechenden Medien und beschattende Objecte vor der Netzhaut werden die entoptischen Erscheinungen verursacht. Durch unvollständige Vereinigung der Strahlen werden die Phänomene der sogenannten sphärischen oder monochromatischen Abweichung hervorgebracht. Endlich zeigt noch das Auge eine Unvollkommenheit der von ihm erzeugten Bilder, die bei vielen optischen Instrumenten in höherem Grade vermieden ist: diese Bilder besitzen zuweilen Farbensäume wegen der ungleichen Brechbarkeit der verschiedenfarbigen Strahlen (chromatische Abweichung). Sowohl die monochromatische wie die chromatische Abweichung wird aber am Auge durch die Iris ermässigt, welche die Randstrahlen abschneidet und durch die Verengerung und Erweiterung der Pupille zugleich dem wechselnden Lichtbedürfniss sich anpasst (Adaptation für Lichtstärken).

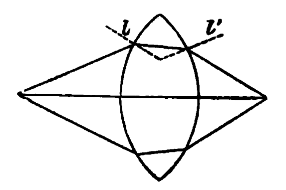


Fig. 118. Strahlenbrechung durch eine Biconvexlinse.

Davon dass das Bild entfernter Objecte im Hintergrund des Auges entworfen wird, kann man sich an den Augen eben getödteter Thiere leicht überzeugen; besonders geeignet dazu sind wegen ihrer Pigmentlosigkeit die Augen weisser Kaninchen. Wird die Hornhaut eines solchen Auges gegen ein entferntes Fenster gerichtet, so sieht man ein verkleinertes und verkehrtes Bild des Fensters auf der hintern Fläche der Sclerotica. Deutlicher noch ist dieses Bild wahrzunehmen, wenn zuvor an der betreffenden Stelle vorsichtig die Sclerotica und die Chorioidea mit ihrer Pigmentschichte entfernt wurden. Bei Individuen mit sehr vorspringenden Augen kann man das Scleroticabildchen sogar am lebenden Menschen beobachten: man lässt das Auge stark nach aussen gegen eine Kerzenflamme drehen und sieht dann das verkehrte Bild der Flamme in der Gegend des inneren Augenwinkels. Werden mehrere Flammen in verschiedenen Ent-

fernungen aufgestellt, so bemerkt man, dass immer nur das Bild einer einzigen deutlich ist, dass aber das Auge die Fähigkeit besitzt, abwechselnd das eine und das andere Bild deutlich zu machen.

Unter den optischen Instrumenten steht dem Auge am nächsten die Camera obscura. Dieses Instrument besteht aus einem innen geschwärzten Kasten, der vorn eine verschiebbare Röhre enthält, in welche eine Linse eingesetzt ist, und der hinten durch eine matte Glastafel abgeschlossen wird. Wendet man nun die Linse gegen ein entferntes Object, so sieht man auf der Glastafel ein umgekehrtes verkleinertes Bild desselben. Nähert man das Object dem Kasten, so wird das Bild verwaschen und undeutlich, es kann aber alsbald wieder deutlich gemacht werden, wenn man die Röhre etwas herauszieht. Statt durch Verlängerung der Entfernung zwischen der brechenden und der auffangenden Fläche könnte nun das Bild des genäherten Objectes auch dadurch deutlich gemacht werden, dass man die brechende Kraft der Linse durch Vergrösserung ihrer Krümmung erhöhte. Dies ist der Fall, der bei der Accommodation des Auges wirklich stattfindet. An der Camera obscura lässt sich sowohl eine sphärische wie eine chromatische Abweichung beobachten. Bringt man vor der Linse eine enge Blendung an, so sind beide Abweichungen ziemlich gering. Lässt man die Blendung weg, so macht sich zunächst die chromatische Abweichung durch die Farbensäume der Bilder geltend. Beleuchtet man aber auch bloss mit einfarbigem Lichte, so zeigen doch noch die Umrisse der Bilder eine gewisse Ungenauigkeit. Diese rührt von der sphärischen Abweichung her. Die chromatische Abweichung kann durch eine passende Verbindung von Linsen, die aus verschiedenem Stoffe bestehen, fast vollständig aufgehoben werden. Man erhält so ein achromatisches Linsensystem. Auch die sphärische Abweichung kann durch passende Zusammenstellung der brechenden Flächen sehr verringert werden: es entsteht dann ein aplanatisches Linsensystem. Das Auge ist aber weder achromatisch noch aplanatisch, es ist in dieser Beziehung ein viel unvollkommeneres Werkzeug als ein mittelmässiges Mikroskop oder Fernrohr.

§. 113. Gestalt und Brechungsvermögen der optischen Medien des Auges.

1) Form der brechenden Flächen. Die Form der Hornhaut nähert sich dem Abschnitt eines Rotationsellipsoids, welches um seine längere Axe gedreht ist. Genauer noch lässt sich die Krümmung der Hornhautoberfläche als eine solche bezeichnen, bei welcher jeder durch einen centralen Scheitel gehende Meridian eine nahehin elliptische Form darstellt, und wobei zugleich der Krümmungsradius am Scheitel der einzelnen Ellipsen wenig verschieden ist; derselbe beträgt im Mittel ungefähr 7,6 Millim., dagegen zeigt die Excentricität der Ellipsen (die Entfernung der beiden Brennpunkte) bedeutendere Verschiedenheiten.

Die Form der vordern und hintern Fläche der Krystalllinse ist am lebenden Auge schwierig zu bestimmen, so dass die einzelnen Messungen ziemlich bedeutend von einander abweichen. Die hintere Linsenfläche ist viel stärker gekrümmt als die vordere. Der Krümmungsradius der vordern

Linsenfläche beträgt nämlich im Mittel aus vielen Bestimmungen 10,25 Mm. (schwankend zwischen 8,3 und 11,2), der Krümmungsradius der hinteren Linsenfläche 6,1 Mm. (schwankend zwischen 5,1 und 7,6). Der Abstand des vordern Linsenscheitels vom Hornhautscheitel beträgt durchschnittlich 3,430 Mm., der Abstand des hinteren Linsenscheitels vom Hornhautscheitel 7,332 Mm., demnach die Dicke der Linse 3,902 oder in runder Zahl 4 Mm.

Die Bestimmung der Form der Hornhautoberfläche ist von grosser Wichtigkeit, da an ihr das in das Auge einfallende Licht seine hauptsächlichste Brechung erfährt. Nach den früheren ungenaueren Messungen von Senff und Kohlrausch hat zuerst Helmholtz exacte Methoden zur Bestimmung der Gestalt der Hornhautoberfläche angewandt. Knapp hat diese Messungen vervollständigt, indem er an mehreren Augen auch die Elemente des verticalen Durchschnitts der Hornhaut und den Krümmungsradius an einigen vom Scheitel abgelegenen Punkten bestimmte. Es zeigt sich hierbei, dass niemals die Krümmung des verticalen Meridians mit derjenigen des horizontalen völlig übereinstimmt. Wir geben beispielsweise die Resultate einer an dem normalsichtigen Auge eines 15jährigen Individuums durchgeführten Messungsreihe. Wir bezeichnen mit r und r^0 die Krümmungsradien am Scheitel und in der Gesichtslinie, mit r^1 und r^2 zwei Krümmungsradien, die um 21° 51′ nach rechts und links oder nach oben und unten vom Scheitel entfernt liegen; a bedeutet die halbe grosse, b die halbe kleine Axe des Ellipsoids, e die Excentricität, α den Winkel zwischen der grossen Axe und der Gesichtslinie. (Ueber die Lage der letzteren vgl. §. 114.)

	r^0	r_1	r_2	r	e^2	a	b	α
Horizontal:	8,0668	8,2802	8,8148	8,0303	0,2612	10,875	9,8448	6° 5′
Vertical:	8,2572	8,6929	8,7856	8,2555	0,2895	11,629	9,7940	1° 4′

Mit r_2 ist in dieser Tabelle der grösste der drei bestimmten Radien bezeichnet. Er liegt bei der horizontalen Ellipse immer auf der Nasenseite, bei der verticalen dagegen bald über bald unter dem Scheitel, im letzteren Fall weicht auch die Gesichtslinie nach unten vom Scheitel ab. Aehnliche Beobachtungen, die von den angegebenen nicht wesentlich abweichen, sind von Donders und Doyer, Reuss und Woinow, Mandelstamm, Mauthner u. A. ausgeführt worden.

Die Methode zur Bestimmung des Krümmungshalbmessers der Hornhaut beruht auf der Messung des Verhältnisses der Grösse eines Objectes zur Grösse seines von der Hornhaut reflectirten Spiegelbildes. Wenn nämlich das Spiegelbild verhältnissmässig sehr klein ist, so dass der Theil der Hornhaut, von welchem es entworfen wird, als Theil einer Kugeloberfläche angesehen werden kann, so verhält sich die Grösse des Objects zur Entfernung des Objects vom Auge wie die Grösse des Bildchens zum halben Krümmungsradius. Die Grösse des Objectes und seine Entfernung vom Auge sind leicht zu messen, und es handelt sich also nur um die genaue Messung des Hornhautbildchens, welche letztere namentlich wegen der nicht ganz zu vermeidenden Schwankungen des Kopfes Schwierigkeiten bietet. Zur Beseitigung derselben hat Helmholtz ein eigenes Instrument, das Ophthalmometer (Fig. 114), construirt, welches die Messungen von geringen Schwankungen des Bildchens völlig unabhängig macht. Dasselbe besteht aus einem Fernrohr, vor

welchem sich ein Kasten mit zwei über einander stehenden, vollkommen gleichen planparallelen Glasplatten befindet. Diese Glasplatten sind um genau messbare Winkel drehbar, und zwar so, dass immer beide mit einander, aber in entgegengesetzter Richtung sich drehen; hat man also z. B. der oberen Glasplatte die Stellung a b gegeben, so hat damit die untere von selbst die Stellung c d angenommen. Betrachtet man nun mit dem Fernrohr durch die Glasplatten das Hornhautbildchen eines leuchtenden Objects, so sieht man dasselbe einfach, wenn die Platten sich in ihrer Anfangsstellung e f befinden, man sieht es aber doppelt, sobald die Platten aus dieser Anfangsstellung abgelenkt sind, denn nun wird das Bild p durch die Platte a b nach p_1 und durch die Platte c d nach p_2 gebrochen: man sieht also Doppelbilder, die um die Strecke p_1 p_2 von einander entfernt sind. Zu messenden Beobachtungen benützt man die Hornhautreflexe von Lichtflammen. die sich in einer gewissen Distanz von einander befinden, und man stellt die Glasplatten so ein, dass die Doppelbilder dieser Distanz genau sich am innern Rand berühren, so dass also dieselbe durch die Brechung in den Glasplatten des Ophthalmometers gerade verdoppelt wird. Aus dem Winkel, um welchen hierbei die Ophthalmometerplatten gedreht werden mussten, lässt sich, wenn die Dicke h und das Brechungsverhältniss n derselben bekannt ist, die Entfernung E, welche die zwei Lichtflammen im Hornhautbild haben, berechnen.

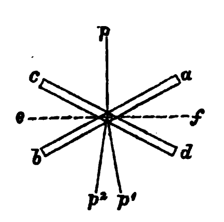


Fig. 114. Schema des Ophthalmometers.

Es ist nämlich $E = 2\ h\ \frac{\sin\ (\alpha-\beta)}{\cos.\ \beta}$, wobei α den ∠ bezeichnet, welcher durch das Instrument gemessen wurde, und $\sin.\ \alpha = n\ \sin.\ \beta$ ist. Es ist dann, wenn mit D die Distanz der Theilpunkte des Maassstabes, mit S die Entfernung des Maassstabes vom Auge und mit R der Krümmungshalbmesser bezeichnet wird, nach der oben (S. 618) aufgestellten Proportion $R = \frac{2\,ES}{D}$; n und h können für jedes Instrument ein für allemal bestimmt werden.

Die Gestalt der hintern Hornhautfläche ist von der vordern jedenfalls nicht erheblich verschieden; ausserdem kann man, wie wir unten sehen werden, das Brechungsverhältniss von Hornhaut und wässeriger Feuchtigkeit als gleich voraussetzen, die Brechung an der hintern Hornhautfläche demnach vernachlässigen.

Der Krümmungshalbmesser der Krystalllinse ist im lebenden Auge schwierig zu bestimmen, weil die Spiegelbilder der vordern Linsenfläche sehr lichtschwach, die der hintern zwar lichtstark, aber sehr klein sind. Helmholtz verfuhr desshalb so, dass er die Linsenbildchen mit einem Hornhautbildchen von bekannter Grösse verglich. Er liess zwei vertical übereinanderstehende helle Flammen von der Linse, zwei kleinere schwächere Flammen von der Hornhaut spiegeln und stellte die letzteren so, dass ihre Spiegelbilder dicht neben den Linsenspiegelbildern der grossen Flammen erschienen, und dass ihr Abstand dem der letzteren gleich wurde. Es verhalten sich dann die Brennweiten der verglichenen spiegelnden Systeme umgekehrt wie die Abstände der beiden Flammenpaare, und aus der Brennweite kann unmittelbar der Krümmungshalbmesser berechnet werden. In neuerer Zeit benützte Helmholtz, um

lichtstärkere Reflexbilder zu erhalten, Sonnenlicht statt der Gasflammen. Auf diese Weise sind unter seiner Leitung von Rosow, Adamück und Woinow, Mandelstamm und Schoeler, Reich Messungen mit dem Ophthalmometer ausgeführt worden*).

2) Brechungsvermögen der optischen Medien. Die Brechungsverhältnisse der Hornhaut, der wässerigen Feuchtigkeit und des Glaskörpers sind nicht viel grösser als dasjenige des Wassers, und sie sind alle drei so wenig verschieden, dass sie ohne erheblichen Fehler einander gleichgesetzt werden können. Grösser ist die brechende Kraft der Krystalllinse. Dabei besitzt aber die Linsensubstanz nicht in allen ihren Schichten das gleiche Brechungsverhältniss, sondern dieses nimmt von aussen nach innen zu, der Kern der Linse ist stärker brechend als die Peripherie. Durch diesen Umstand wird die brechende Kraft der Linse bedeutend vergrössert, denn die Brennweite der ganzen Linse wird dadurch kleiner, als wenn selbst ihre ganze Masse den Brechungsindex des Kerns besässe.

Wir stellen die über das Brechungsvermögen der optischen Medien des Auges von Brewster, W. Krause u. A. angestellten Messungen in der folgenden Tabelle zusammen; in derselben ist unter n die für das Brechungsverhältniss des destillirten Wassers gefundene Zahl verzeichnet.

Beobachter.	Hornhaut.	Wässerige Feuchtigkeit.	Glaskörper.	Krystalllinse.		
				Aeussere Schichte.	Mittlere Schichte.	Kern.
Brewster n = 1,3358	—	1,3366	1,3394	1,3767	1,3786	1,3839
Krause n = 1,3342	1,3507	1,3420	1,3485	1,4053	1,4294	1,4541
Helmholtz n = 1,3354	—	1,3365	1,3382	1,4189	—	—
Matthiessen n = 1,3310	1,3770	—	1,3348	1,3967	1,4067	1,4093

Nach Matthiessen lässt sich das Gesetz der Zunahme des Brechungsvermögens von der Linsenkapsel an gegen das Centrum durch eine parabolische Curve ausdrücken, deren Scheitel im Centrum liegt. Der Brechungsindex der Linsenkapsel ist nach ihm demjenigen der Hornhaut gleich, und derselbe erfährt beim Uebergang von der Kapsel zur äusseren Rindenschichte eine stetige Zunahme. Dass das totale Brechungsvermögen der Linse grösser als das mittlere Brechungsvermögen ihrer einzelnen Schichten und selbst grösser als das Brechungsvermögen des dichtesten Theils, des Kernes, ist, hat schon Listing ausgesprochen und dann Helmholtz näher erwiesen. Man wird diese auf den ersten Blick

*) Helmholtz, physiol. Optik. Knapp, Arch. f. Ophthalm. Bd. 6 u. 7. Rosow, Adamück u. Woinow, Mandelstamm u. Schoeler, Reich, ebend. Bd. 11, 16, 18 u. 20.

auffallende Thatsache verständlich finden, wenn man erwägt, dass in einer homogenen Linse der Lichtstrahl nur an den Begrenzungsflächen von seiner Bahn abgelenkt wird, während dies in einer Linse, deren Brechungsvermögen sich von Schichte zu Schichte verändert, continuirlich geschieht: hier macht daher der Strahl einen gekrümmten Weg durch die Linse und bildet an der Begrenzungsfläche, an welcher er die Linse wieder verlässt, einen weit grösseren Winkel mit dem Einfallsloth als ein Strahl, welcher die Linse geradlinig durchlaufen hat, der gekrümmte Strahl wird somit bei seinem Austreten stärker gebrochen als der gerad verlaufende. Helmholtz fand in zwei Fällen das totale Brechungsvermögen der Linse = 1,4519 und 1,4414, die Brennweite (für den Fall dass die Linse von Glasfeuchtigkeit umgeben ist) = 45,144 und 47,435 Mm. Abgesehen von dieser Erhöhung der brechenden Kraft wird durch den geschichteten Bau der Linse, wie Hermann bemerkt hat, bewirkt, dass die schief durch die Mitte gehenden Strahlenbündel bessere Bilder geben, als es eine homogene Linse von gleicher Form und Brennweite thun würde. Dadurch ist die Krystalllinse in hohem Grad periskopisch, d. h. sie kann auch von seitlich gelegenen Objecten noch verhältnissmässig deutliche Bilder entwerfen. Der geschichtete Bau ermöglicht also ein grosses Gesichtsfeld *).

§. 114. Lichtbrechung im Auge.

Die Lichtstrahlen, welche von einem entfernten leuchtenden Punkt auf das Auge fallen, werden von der Hornhaut so gebrochen, dass sie, wenn sie ungestört weiter gingen, sich etwa 10 Mm. hinter der Netzhaut in einem Punkt vereinigen würden. Indem sie aber auf die Krystalllinse treffen, werden sie von dieser noch convergenter gemacht, so dass sie auf der Netzhaut zur Vereinigung kommen. Die hauptsächlichste Brechung der Lichtstrahlen geschieht an der Hornhaut und an der vordern und hintern Fläche der Krystalllinse, eine schwächere ausserdem innerhalb der Krystalllinse an den Grenzen ihrer einzelnen Schichten. Das vordere Ende der Axe dieses Systems brechender Flächen, der Augenaxe oder optischen Axe, liegt annähernd im Scheitel der Hornhaut, das hintere Ende liegt etwa in der Mitte zwischen dem gelben Fleck und der Eintrittsstelle des Sehnerven. Die Länge der optischen Axe schwankt am normalen Auge nach verschiedenen Bestimmungen zwischen 22 und 25 Mm., als Mittelwerth lässt sich für die Axenlänge 23,95, bei einer Länge des Augapfels von 25,25 Mm., annehmen (Mauthner).

Um den Gang der Lichtstrahlen durch ein derartiges System brechender Flächen und die Lage und Grösse der Bilder, die von demselben entworfen werden, zu ermitteln, bedarf man der Kenntniss gewisser Cardinalpunkte der optischen Axe, deren Lage von der ganzen Beschaffenheit des Systems (der Krümmung und dem Brechungsverhältniss der optischen

*) Brewster, Edinburgh philos. journ., 1819. W. Krause, die Brechungsindices des Auges, 1855. Helmholtz a. a. O. Matthiessen, Archiv f. Ophthalm. Bd. 22. Hermann, Gratulationsschrift zu Ludwig's Jubiläum, Zürich 1874.

Medien) abhängig ist. Diese optischen Cardinalpunkte sind: 1) Die beiden Brennpunkte: jeder Strahl, der vor der Brechung durch den ersten Brennpunkt (F_1) geht, wird nach der Brechung der Axe parallel, jeder Strahl, der vor der Brechung der Axe parallel ist, geht nach der Brechung durch den zweiten Brennpunkt (F_2), und alle Lichtstrahlen, die von einem Punkt der im ersten Brennpunkt auf der Axe senkrecht errichteten Ebene (der ersten Brennebene) ausgehen, sind nach der Brechung unter einander parallel. 2) Die beiden Hauptpunkte: jeder Strahl, der vor der Brechung durch den ersten Hauptpunkt (H_1) geht, geht nach derselben durch den zweiten (H_2), und jeder Strahl, der durch irgend einen Punkt einer im ersten Hauptpunkt auf der Axe senkrecht errichteten Ebene (der ersten Hauptebene) geht, geht durch den übereinstimmenden Punkt einer in derselben Weise im zweiten Hauptpunkt errichteten Ebene (der zweiten Hauptebene); man kann daher auch die zweite Hauptebene das optische Bild der ersten Hauptebene nennen, und zwar sind es die einzigen zusammengehörigen Bilder, welche gleich gross und gleich gerichtet sind. Die Entfernung des ersten Hauptpunktes vom ersten Brennpunkt nennt man die erste Hauptbrennweite, die Entfernung des zweiten Hauptpunktes vom zweiten Brennpunkt die zweite Hauptbrennweite oder auch im engeren Sinne die Brennweite. 3) Die beiden Knotenpunkte: ein Strahl, der vor der Brechung nach dem ersten Knotenpunkt (K_1) gerichtet ist, ist nach der Brechung gegen den zweiten (K_2) gerichtet, und die Richtungen des Strahls vor und nach der Brechung sind einander parallel.

Aus den optischen Verhältnissen des Systems der Augenmedien ergeben sich nach Helmholtz für die Lage der optischen Cardinalpunkte eines schematischen mittleren Auges folgende Werthe in Millim. Die Entfernungen der Cardinalpunkte sind von der Vorderfläche der Hornhaut aus genommen und zwar positiv nach hinten, negativ nach vorn von derselben.

Erster Brennpunkt:	— 12,918	Erster Knotenpunkt:	6,957
Zweiter Brennpunkt:	22,231	Zweiter Knotenpunkt:	7,373
Erster Hauptpunkt:	1,940	Erste Hauptbrennweite:	14,858
Zweiter Hauptpunkt:	2,356	Zweite Hauptbrennweite: (Brennweite im engeren Sinne)	19,875

Von andern Physiologen ist die Lage der Cardinalpunkte des schematischen Auges zum Theil abweichend von den obigen Werthen angenommen worden, wie die folgende Tabelle zeigt:

	Listing	Knapp	Adamück u. Woinow	Otto Becker
F_1	— 12,8326	— 11,819	— 12,534	— 13,90
F_2	22,6470	21,180	21,114	23,87
H_1	2,1746	2,132	1,705	2,25
H_2	2,5724	2,540	2,074	2,28
K_1	7,2420	6,821	6,506	7,68
K_2	7,6398	7,229	6,875	7,71

Mit Zugrundlegung dieser Zahlen kann man leicht, wie es in der Fig. 115 geschehen ist, den Gang der Lichtstrahlen und die Lage der Bilder durch Construction finden. Es seien f' und f'' die beiden Brennpunkte, h' und h'' die beiden Hauptpunkte, k' und k'' die beiden Knotenpunkte, so sind diese Cardinalpunkte dahin definirt, dass 1) ein beliebiger Strahl A b, der bei b die erste Hauptebene trifft, im Fusspunkt c des von b gefällten Lothes b c die zweite Hauptebene treffen muss, dass 2) ein Strahl A k', der nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist, nach der Brechung in einer Linie k'' l fortgeht, die durch den zweiten Knotenpunkt parallel seiner ersten Richtung gezogen wird, und dass 3) zwei Strahlen a b und a k', die von einem Punkt a der ersten Brennebene ausgehen, nach der Brechung einander parallel sind, also in den Linien c d und k'' e weitergehen. Der Satz, dass Strahlen, die vom ersten Brennpunkt ausgehen, nach der Brechung der Axe parallel sind, ist nur ein specieller Fall hiervon. Nach diesen Regeln ist es möglich, sowohl die Richtung, die ein beliebiger Lichtstrahl nach geschehener Brechung hat, als auch den Ort, an welchem das Bild irgend eines leuchtenden Punktes entworfen wird, zu bestimmen. Es sei z. B. A b der Lichtstrahl, dessen Gang nach der Brechung ermittelt werden soll, so

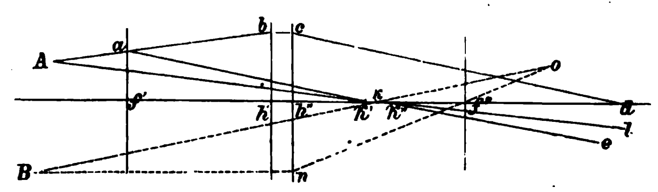


Fig. 115. Construction des Gangs der Lichtstrahlen mittelst der Cardinalpunkte des schematischen Auges.

zieht man zunächst vom Punkt b, wo derselbe die erste Hauptebene trifft, das Loth b c auf die zweite Hauptebene; man weiss dann, dass der Lichtstrahl nach der Brechung durch den Punkt c geht. Hierauf ermittelt man den Punkt a, wo der Strahl vor der Brechung die erste Brennebene schneidet. Von hier aus denkt man sich einen zweiten Strahl a k' ausgehen, der nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist, und der nach der Brechung parallel in der Richtung k'' e weitergeht. Weil nun alle von einem Punkt a der ersten Brennebene ausgehenden Strahlen nach der Brechung einander parallel werden müssen, so muss auch der Strahl a b nach der Brechung parallel a k' werden. Da wir aber als erste Bedingung schon gefunden haben, dass derselbe Strahl durch c gehen muss, so ist offenbar c d die Richtung des Strahls a b nach seiner Brechung im Auge. Es sei ferner die Aufgabe, den Ort zu finden, wo das Bild eines leuchtenden Punktes B in Folge der Brechung entworfen wird. Man braucht dann nur von B aus einen ersten Strahl der Axe parallel und einen zweiten Strahl so zu ziehen, dass er nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist. Der Strahl B n ist von dem Punkt n der zweiten Hauptebene an nach dem zweiten Brennpunkt f'' gerichtet, der Strahl B k' geht nach der Brechung in der Richtung k'' o weiter, folglich ist o der Durchschnittspunkt beider Strahlen oder der Ort des Bildes von B.

Man nennt ein System mit der oben bezeichneten Lage der Cardinalpunkte ein schematisches Auge, weil zur Berechnung der Constanten desselben approximative Mittelwerthe benützt sind. Listing setzte z. B.

den Krümmungshalbmesser der Hornhaut = 8 Mm.
„ „ „ vordern Linsenfläche = 10 Mm.
„ „ „ hintern „ = 6 Mm.
das Brechungsvermögen der wässerigen Feuchtigkeit und des Glaskörpers = $^{103}/_{77}$,
„ „ „ Krystalllinse = $^{16}/_{11}$,
die Entfernung der vordern Hornhaut- und vordern Linsenfläche sowie die Dicke der Linse = je 4 Mm.

Unter diesen Constanten ist namentlich der Krümmungshalbmesser der Hornhaut zu gross angenommen. Helmholtz setzte denselben = 7,829 Mm. Aber auch dieser Werth ist noch zu gross nach den Messungen von Donders und Mauthner, welche 7,7—7,6 Mm. für denselben fanden.

Da im Auge sowohl die beiden Hauptpunkte als die beiden Knotenpunkte sehr nahe bei einander liegen, so kann man ohne erheblichen Fehler sowohl die ersteren als die letzteren in je einen Punkt zusammenziehen. Das vereinfachte Schema eines solchen Auges bezeichnet man nach Listing als das reducirte Auge. In Wirklichkeit würde das Auge dann nur

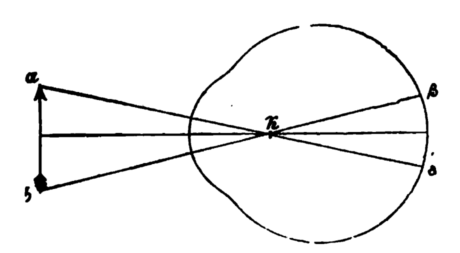


Fig. 116. Construction des Gangs der Lichtstrahlen im reducirten Auge.

einen Hauptpunkt und einen Knotenpunkt besitzen, wenn es nur ein einziges brechendes Medium mit einer einzigen an Stelle der Hornhaut befindlichen brechenden Oberfläche besässe. Man kann daher auch das reducirte Auge als ein so vereinfachtes System betrachten. Der einfache Hauptpunkt desselben fällt mit der brechenden Oberfläche zusammen. Das reducirte Auge nähert sich für die meisten Zwecke hinreichend dem schematischen, wenn man mit Donders den Krümmungsradius r seiner brechenden Fläche = 5 und den Brechungsindex n = $^4/_3$ annimmt. Dann wird die Brennweite F_2 = 20 Mm., und der Knotenpunkt liegt im Krümmungsmittelpunkt der brechenden Fläche, also 5 Mm. vom Scheitel der Hornhaut, 15 Mm. vom hintern Brennpunkt oder von der Netzhaut entfernt. Die Bestimmung des Orts und der Grösse der Bilder ist bei diesem reducirten Auge äusserst einfach. Will man den Ort des Netzhautbildes eines Punktes a finden (Fig. 116), so zieht man nur von a aus durch den einfachen Knotenpunkt k eine Linie. Der Punkt α, wo diese Linie die Netzhaut trifft, ist der Ort des Bildes. Um die Grösse des Netzhautbildes eines gegebenen Gegenstandes a b zu ermitteln, legt man von den Endpunkten a und b Linien durch k,

es entspricht dann $\alpha\,\beta$ der Grösse des Netzhautbildes. Man bezeichnet eine solche durch den Punkt k gehende Linie als Richtungsstrahl oder Richtungslinie. Den einfachen Knotenpunkt selber nennt man daher auch den Kreuzungspunkt der Richtungslinien. Denjenigen Richtungsstrahl, welcher auf die Stelle des deutlichsten Sehens (den gelben Fleck) auftrifft, nennt man die Gesichtslinie oder Sehaxe. Diese liegt ungefähr 2° nach innen und meistens zugleich etwas nach oben von der optischen Augenaxe, welche die Scheitel der brechenden Flächen verbindet und den Weg des ungebrochen bleibenden Strahles bezeichnet.

Durch die Ziehung der Richtungslinien kann man somit das Netzhautbild eines gegebenen Objectes auffinden. Dagegen fallen diejenigen Linien, nach welchen wir das Netzhautbild wieder in den äusseren Raum verlegen, nicht mit den Richtungslinien zusammen. Wir verlegen nämlich einen Netzhauteindruck in derjenigen Richtung nach aussen, in welcher wir visiren. Die Richtung des Visirens oder die Visirlinie finden wir aber, wenn wir von dem betreffenden Netzhautpunkt aus durch zwei in verschiedener Entfernung gelegene Punkte, die sich in unserem Gesichtsfelde decken, eine Linie ziehen. Alle Visirlinien kreuzen sich ebenfalls in einem Punkt, der aber nicht der Kreuzungspunkt der Richtungslinien ist, sondern etwas vor demselben, im Mittelpunkt der Pupille, liegt. Man nennt diesen Punkt den Kreuzungspunkt der Visirlinien. Denjenigen Winkel, welchen zwei Visirlinien mit einander bilden, die nach den Grenzpunkten eines gesehenen Objectes gezogen werden, bezeichnet man als Gesichtswinkel. Die durch zwei zusammengehörige Visirlinien beider Augen gelegte Ebene heisst die Visirebene.

Bei einer einzigen brechenden Fläche verschmelzen die beiden Hauptpunkte und fallen mit dem Scheitel der brechenden Fläche zusammen, weil dies der einzige Ort ist, an welchem unmittelbar zwei gleiche und gleichgerichtete Bilder, die aber in diesem Fall sich decken, möglich sind. Die Entfernung der vereinigten Knotenpunkte oder des Kreuzungspunktes der Richtungslinien vom Hauptpunkt ist dann gleich dem Krümmungshalbmesser der brechenden Fläche. Hierdurch wird die Betrachtung der Lichtbrechung im reducirten Auge ausserordentlich vereinfacht. Es sei (in Fig. 117) c der Kreuzungspunkt der Richtungslinien, a der einfache Hauptpunkt, $r = a\,c$ der angenommene Krümmungshalbmesser. Wir nennen f' die Entfernung des leuchtenden Punktes p von a, f'' die Entfernung seines Bildes p' von a. Das Einfallsloth m n ist die einfache Verlängerung des Radius c m, α sei der Einfalls- und β der Brechungswinkel des Strahls. Ferner bezeichnen wir den ∠ bei p mit x, den ∠ bei p' mit y und den ∠ bei c mit z, das Brechungsvermögen des ersten Mittels mit n', des zweiten mit n''. Nach dem Brechungsgesetz ist $n' \sin. \alpha = n'' \sin. \beta$ (S. 609). Da aber die Einfallswinkel als sehr klein vorausgesetzt werden, indem a m nur ein kleines Stück einer Kugelfläche sein soll, so kann man auch für die Sinus unmittelbar die Winkel setzen und schreiben

$$n' \alpha = n'' \beta.$$

Aus der Betrachtung der Figur erhellt ferner leicht, dass $\angle\, x = \alpha - z$ und

$\angle\, y = z - \beta$ ist. Multiplicirt man die erste dieser Gleichungen mit n', die zweite mit n'', und setzt man in der letztern $n'\alpha$ für $n''\beta$, so erhält man

$$n'x = n'\alpha - n'z$$
$$n''y = n''z - n'\alpha$$

Beide Gleichungen addirt geben:

$$n'x + n''y = z\,(n'' - n').$$

Setzt man nun den Bogen $m\,a = 1$, so kann man auch setzen $f'.x = 1$, $f''.y = 1$ und $r.z = 1$, also $x = \frac{1}{f'}$, $y = \frac{1}{f''}$ und $z = \frac{1}{r}$. Führt man dies in die obige Gleichung ein, so erhält man:

$$\frac{n'}{f'} + \frac{n''}{f''} = \frac{n'' - n'}{r}.$$

Dies ist die Fundamentalgleichung, um bei bekanntem Brechungsverhältniss und Krümmungshalbmesser entweder den Bildpunkt zu bestimmen, wenn der Objectpunkt gegeben ist, oder umgekehrt. Bezeichnet man diejenige Entfernung des

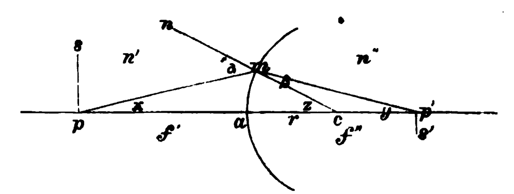


Fig. 117. Lichtbrechung im reducirten Auge.

Bildpunktes, welche für eine unendliche Entfernung des Objectpunktes stattfindet (wobei also in der obigen Gleichung $f' = \infty$ zu setzen ist), d. h. die hintere Hauptbrennweite, mit F'', so erhält man

$$F'' = \frac{n''\,r}{n'' - n'}.$$

Ebenso bekommt man, wenn $f'' = \infty$ gesetzt wird, wenn man also voraussetzt, dass die Strahlen nach der Brechung parallel werden, für die Entfernung F' des Objectpunktes oder für die vordere Hauptbrennweite:

$$F' = \frac{n'\,r}{n'' - n'}.$$

Auch das Verhältniss der Grösse des Bildes zur Grösse des Objectes oder umgekehrt lässt sich, wenn die Distanzen f' und f'' bekannt sind, leicht bestimmen. Es sei $p\,s = b'$ das Object und $p'\,s' = b''$ das Bild, so hat man das Verhältniss

$$\frac{b'}{b''} = \frac{p\,c}{p'c} = \frac{f' + r}{f'' - r}.$$

Die numerischen Werthe von r, n' und n'', die zur Lösung aller hier gegebenen Aufgaben genügen, sind nach dem Früheren $r = 5$, $n' = 1$ und $n'' = {}^4/_3$. Da im reducirten Auge die Länge der optischen Axe gleich der Brennweite, also unter den oben gemachten Annahmen = 20 Mm. ist, die wirkliche Axenlänge

aber (nach S. 616) 23,95 Mm. beträgt, so setzt man, wo es sich um etwas genauere Berechnungen handelt, voraus, der Scheitel der brechenden Fläche des reducirten Auges befindet sich 3,95 oder in runder Zahl 4 Mm. hinter dem Hornhautscheitel *).

§. 115. Die Accommodation und Adaptation des Auges.

Das normale Auge vereinigt solche Strahlen auf seiner Netzhaut, die von einem sehr entfernt gelegenen Punkte herkommen. Die von einem näheren Punkte ausgehenden Strahlen würden daher nie in einem Punkt der Netzhaut gesammelt, wenn nicht das Auge die Fähigkeit besässe, sich der Entfernung der Objecte anzupassen. Diese Anpassung geschieht durch Form- und Lageveränderungen der brechenden Flächen, welche in Folge einer Muskelwirkung im Innern des Auges zu Stande kommen. Neben dieser Accommodation für Nähe und Ferne besitzt ausserdem das Auge die Fähigkeit sich wechselnden Lichtintensitäten anzupassen, indem es durch Veränderung der Pupillenweite die Grösse des Strahlenkegels regulirt, der in das Auge eindringt. Wir bezeichnen diese Fähigkeit als Adaptation für Lichtstärken.

1) Das Sehen in verschiedene Entfernungen. Solche Strahlen, die von einem Punkte kommen, auf welchen das Auge nicht accommodirt ist, erzeugen auf der Netzhaut kein punktförmiges Bild, sondern ein Zerstreuungsbild, dessen Gestalt von der Form der Pupille, durch welche der Strahlenkegel in das Auge dringt, abhängig ist, und das somit, weil die Pupille meist kreisförmig ist, gewöhnlich einen Zerstreuungskreis darstellt. In dem Bild eines ausgedehnten Gegenstandes decken sich die Zerstreuungskreise der einzelnen Punkte, und es erscheinen daher vorzugsweise die Begrenzungen der Objecte dem nicht accommodirten Auge undeutlich und verwaschen.

Davon, dass das Auge niemals gleichzeitig Gegenstände deutlich sehen kann, die in erheblich verschiedener Entfernung gelegen sind, kann man sich leicht durch die Beobachtung überzeugen. Man halte in etwa 6 Zoll Entfernung vom Auge einen durchsichtigen Schleier, hinter demselben in 2 Fuss Entfernung eine Schrift, so kann man nach einander bald die Fäden des Schleiers, bald die Buchstaben der Schrift, niemals aber beide zusammen deutlich sehen. Noch augenfälliger überzeugt man sich von der Existenz der Zerstreuungskreise durch den sogenannten Scheiner'schen Ver-

*) Moser, über das Auge, Dove's Repertor. d. Physik, Bd. 5. (Erste Anwendung der dioptrischen Untersuchungen von Gauss auf das Auge.) Volkmann, Art. Sehen, Handwörterb. d. Physiologie, Bd. 3, 1. Listing, Art. Dioptrik des Auges, ebend. Bd. 4. Helmholtz, physiol. Optik. v. Lang, Wiener akadem. Ber. 1873, Bd. 63. Hirschberg, Arch. f. Anatomie u. Physiol. 1876. Donders, die Anomalien der Refraction und Accommodation, 1866. Mauthner, Vorlesungen über dioptrische Fehler des Auges, 1872—76. O. Becker, in Gräfe und Sämisch's Handb. der Augenheilkunde. Bd. 5, 1.

such: vor die Pupille wird ein Kartenblatt gebracht, in das mit einer Nadel zwei oder mehr kleine Löcher eingestochen sind, deren Entfernung kleiner als der Durchmesser der Pupille sein muss. Man blickt durch diese Löcher nach einem fernen Object, während man nah vor das Kartenblatt einen feinen Gegenstand, z. B. eine Nadel, hält; es werden dann ebenso viele Doppelbilder der Nadel gesehen, als sich Löcher in dem Blatt befinden. Aehnliche Doppelbilder entstehen, wenn man die Nadel in grössere Ferne hält und einen näheren Gegenstand fixirt. In beiden Fällen verschwinden die Doppelbilder sogleich, wenn man die Nadel selber zu betrachten anfängt. Ein objectives Hülfsmittel, um sich von derselben Thatsache zu überzeugen, bietet der Augenspiegel. Mit diesem Instrument kann man die Bilder auf der Netzhaut eines Andern unmittelbar beobachten. Hierbei zeigt sich aber, dass immer nur solche Gegenstände, die in annähernd gleicher Entfernung gelegen sind, gleichzeitig deutlich auf der Netzhaut sich abbilden, dass jedoch successiv von Gegenständen sehr verschiedener Entfernung deutliche Bilder entworfen werden können.

Die Entfernungsverschiedenheiten der Objecte sind auf die Deutlichkeit der Bilder von um so grösserem Einfluss, in je grösserer Nähe sich der Gegenstand befindet. Wenn das Auge für unendliche Entfernung accommodirt ist, so sind die Zerstreuungskreise für ein Object von etwa 12 Meter Entfernung immer noch klein genug, um keine merkliche Undeutlichkeit des Bildes entstehen zu lassen, während bei grosser Nähe der Objecte schon ein Unterschied von wenig Zollen eine merkliche Undeutlichkeit des einen Bildes bedingt. Man bezeichnet den Theil der Gesichtslinie, in welchem die bei einem gegebenen Accommodationszustand ohne merkliche Undeutlichkeit sichtbaren Objecte liegen, als Accommodationslinie. Die obige Thatsache lässt sich daher auch so ausdrücken: die Länge der Accommodationslinie ist um so grösser, je weiter ihr Abstand vom Auge ist.

Den dem Auge nächsten Punkt, für welchen sich dasselbe accommodiren kann, nennt man den Nähepunkt, den entferntesten den Fernpunkt der Accommodation. Der Fernpunkt des normalen Auges befindet sich in unendlicher Entfernung, der Nähepunkt desselben nur 4 bis 5 Zoll vom Auge. Doch kommen häufig Abweichungen von dieser Norm vor, indem entweder der Fernpunkt in viel grössere Nähe (oft bis auf wenige Zoll) und dann gewöhnlich auch der Nähepunkt näher rückt (kurzsichtige oder myopische Augen), oder indem der Nähepunkt in grössere Ferne rückt, während der Fernpunkt unverändert bleibt (weitsichtige oder presbyopische Augen), oder indem das Auge sogar eine solche Beschaffenheit annimmt, dass es erst convergente Strahlen vereinigt, also gleichsam für weiter als unendliche Entfernung accommodirt ist (übersichtige, hyperopische oder hypermetropische Augen). Das Auge, dessen hinterer Brennpunkt im Ruhezustand der Accommodation in die Netzhaut fällt, und das daher sowohl das normale wie das pres-

byopische Auge umfasst, bezeichnet man nach Donders auch als emmetropisches Auge; man unterscheidet davon das ametropische Auge, als dasjenige, dessen hinterer Brennpunkt im Ruhezustand nicht in die Netzhaut fällt, und das daher entweder myopisch oder hypermetropisch ist, d. h. dessen Brennpunkt entweder vor oder hinter der Netzhaut liegt. Die Distanz zwischen dem Nähepunkt und dem Fernpunkt wird die Accommodationsbreite genannt. Sie ist bei den abnormen Brechungszuständen des Auges gewöhnlich mehr oder weniger erheblich verringert. Die Brille dient zur Ausgleichung dieser Accommodationsanomalieen, indem sie entweder durch Vorsetzung einer Concavlinse vor das brechende System den Fernpunkt des myopischen Auges in grössere Entfernung rückt (Concavbrille), oder indem sie durch Vorsetzung einer Convexlinse den Fernpunkt des hyperopischen Auges in grössere Nähe bringt (Convexbrille).

Die Entstehung der Zerstreuungskreise wird durch Fig. 118 näher erläutert. Es seien a und b zwei leuchtende Punkte, h h' sei die Hornhaut, c der Convergenzpunkt der von a kommenden Strahlen, so wird der Convergenzpunkt d der

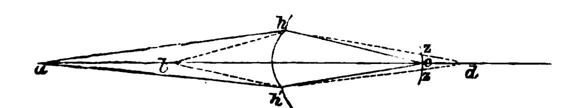


Fig. 118. Bildung der Zerstreuungskreise.

von b kommenden Strahlen hinter c gelegen sein. Befindet sich nun in c die Netzhaut, so wird auf derselben von dem Punkte a ein punktförmiges Bild entworfen, nicht aber von dem Punkte b, sondern das Bild dieses Punktes bildet einen Kreis z z, dessen Form der Form der Pupille, durch welche der in das Auge eindringende Strahlenkegel fällt, entspricht, und der um so grösser ist, je weiter von c sich der Vereinigungspunkt d befindet. Soll der Vereinigungspunkt der von b kommenden Strahlen nach c rücken, so muss die brechende Kraft der durchsichtigen Medien des Auges erhöht werden, dann werden aber die von a kommenden Strahlen schon vor c vereinigt, und es wird also nun von a ein Zerstreuungskreis auf der Netzhaut entworfen.

Der Scheiner'sche Versuch ist in Fig. 119 dargestellt. Es seien e und f die beiden Löcher in dem vor die Pupille gehaltenen Kartenblatt. Die beiden durch e und f fallenden Strahlenkegel werden im Punkte c vereinigt. Befindet sich nun in c die Netzhaut, so wird der Punkt a einfach gesehen. Befindet sich aber die Netzhaut bei m n, so werden von a zwei Bilder gesehen, da sowohl der Punkt m als der Punkt n der Netzhaut von Strahlen des Punktes a getroffen wird. Ebenso verhält es sich, wenn die Netzhaut sich bei p q befindet. Natürlich ist jedes dieser Bilder lichtschwächer, als wenn der ganze von a aus in's Auge fallende Strahlenkegel von der Netzhaut aufgefasst würde, die Bilder sind aber um so schärfer, um so weniger durch Zerstreuungskreise gestört, je enger man die Oeffnungen e und f macht. Verdeckt man die eine dieser Oeffnungen, so bleibt, wenn sich die Netzhaut im Vereinigungspunkt c befindet, das Bild

unverändert, es wird nur lichtschwächer. Befindet sich aber die Netzhaut in m n oder p q, so verschwindet, wenn e verdeckt wird, das Bild m oder q, und zwar wenn die Netzhaut vor dem Vereinigungspunkt liegt, das obere, wenn sie hinter dem Vereinigungspunkt liegt, das untere Doppelbild. Da jedoch die Bilder auf der Netzhaut stets umgekehrt sind, also einem tiefer liegenden Gegenstand ein höher stehendes Bild auf der Netzhaut entspricht, so verlegt man, wenn m n die Netzhaut ist, das Bild m in der Richtung der Visirlinie nach der Seite von b hin, und wenn p q die Netzhaut ist, das Bild q nach der Seite von d hin. Umgekehrt verhält es sich, wenn f verdeckt wurde. Man kann daher aus dem Verschwinden des Doppelbildes darauf schliessen, ob der Vereinigungspunkt der Strahlen vor oder hinter der Netzhaut liegt. Verschwindet das gleichseitige Bild, so liegt der Vereinigungspunkt vor der Netzhaut (das Auge ist nahesehend), verschwindet das entgegengesetzte Bild, so liegt der Vereinigungspunkt hinter der Netzhaut (das Auge ist fernsehend).

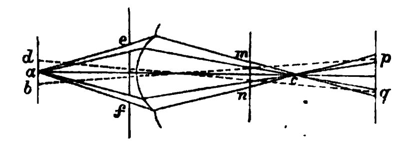


Fig. 119. Scheiner'scher Versuch.

Man kann sich des Scheiner'schen Versuchs bedienen, um den Fernpunkt und den Nahepunkt eines Auges zu ermitteln. Eine diesen Zweck erfüllende Vorrichtung heisst ein Optometer. Ein Schirm mit zwei feinen Oeffnungen wird vor das Auge gebracht und bestimmt, bis zu welcher Nähe und Ferne eine hinter dem Schirm bewegte Nadel einfach gesehen werden kann. Man ist so im Stande, die Accommodationsbreite und den Grad der Kurz- oder Weitsichtigkeit eines Auges zu messen. Ungenauer, aber für praktische Zwecke zureichend, geschieht dies durch Druckschriften von verschiedener Grösse, die man in verschiedenen Entfernungen lesen lässt (sog. Leseproben).

Zum Maassstab der Accommodationsbreite nimmt man nach dem Vorgang von Donders die Brennweite einer Concavlinse, welche, auf die Vorderfläche der Krystalllinse gesetzt, den vom Nahepunkt ausgehenden Strahlen eine Richtung geben würde, als ob sie vom Fernpunkt ausgegangen wären. Bezeichnet man mit A die Brennweite jener Linse, so ist die Accommodationsbreite $= \frac{1}{A}$, und wird P der Abstand des Nahepunktes, R der Abstand des Fernpunktes genannt, so ist $\frac{1}{A} = \frac{1}{P} - \frac{1}{R}$. Herkömmlich pflegt man die Brennweite von Linsen nicht nach Millimetern sondern nach Zollen zu bestimmen (1 Pariser Zoll = 27 Millim.). Darnach richten sich auch die numerischen Werthe für die Accommodationsbreite. Ein normalsichtiges Auge hat seinen Nahepunkt etwa in 4 Zoll, seinen Fernpunkt in unendlicher Entfernung. Hier ist also $\frac{1}{A} = \frac{1}{4} - \frac{1}{\infty} = \frac{1}{4}$. Für ein presbyopisches Auge, dessen Nahepunkt

auf 12″ wegrückt, während der Fernpunkt ∞ bleibt, ist $\frac{1}{A} = \frac{1}{12}$. Für ein myopisches Auge dagegen, für welches $P = 3$ und $R = 12$ ist, wird $\frac{1}{A} = \frac{1}{3} - \frac{1}{12} = \frac{1}{4}$. Im ersteren Fall hat sich also die Accommodationsbreite verringert, im zweiten Fall ist sie ungeändert geblieben. Die Accommodationsanomalie wird durch die Convex- oder Concavbrille annähernd ausgeglichen, wenn man diese so wählt, dass beim presbyopischen Auge der Nahepunkt auf etwa 4″ heranrückt, beim myopischen in unendliche Entfernung wegrückt. Für ein Auge von $\frac{1}{A} = \frac{1}{12}$ würde also z. B. diese Correctur eintreten bei einer Convexlinse von der Brennweite 6, denn $\frac{1}{12} + \frac{1}{6} = \frac{1}{4}$. Das myopische Auge aber bedarf, um auf ∞ eingestellt zu werden, einer Concavlinse von der Brennweite seines Fernpunktes. Denn da z. B. eine Convexlinse von 12″ positiver und eine Concavlinse von 12″ negativer Brennweite sich aufheben, so wird ein Auge, das im Ruhezustand seiner Accommodation auf 12″ eingestellt ist, durch die Concavlinse von 12″ auf ∞ eingestellt werden. Beim presbyopischen Auge sucht man also den Fehler des Nahepunktes, beim myopischen den Fehler des Fernpunktes zu compensiren, begnügt sich aber um so mehr mit Annäherungen, je hochgradiger die Accommodationsanomalie ist.

Man bemerkt bei dem Scheiner'schen Versuch nicht nur, dass die Zerstreuungskreise der Doppelbilder geringer werden, sondern auch, dass die Doppelbilder selbst, wenn das Auge für grössere Ferne accommodirt ist, vergrössert erscheinen. Dies erklärt sich auf folgende Weise (Fig. 120). Die von den Punkten a und b des Objectes a b ausgehenden Richtungsstrahlen a a′ und b b′, welche das hinter der Netzhaut befindliche Bild a′ b′ begrenzen, treffen die Netzhaut selbst in α' und β'. Befindet sich dagegen vor dem Auge die enge Oeffnung o, so kann durch dieselbe von a aus nur der Strahl a α und von b aus nur der Strahl b β gelangen; da nun $\alpha\,\beta$ grösser als $\alpha'\,\beta'$ ist, so erscheint das Object durch die enge Oeffnung grösser, obgleich durch dieselbe der Zerstreuungskreis verkleinert wird. Es ist klar, dass diese Vergrösserung zunimmt, je weiter man die enge Oeffnung vom Auge entfernt. Umgekehrt aber müssen entfernte Gegenstände durch die enge Oeffnung kleiner gesehen werden, wenn das Auge für grössere Nähe accommodirt ist.

Unter gewöhnlichen Verhältnissen nimmt man nichts von dem Lichte wahr, welches von dem Hintergrund eines andern Auges reflectirt wird und durch die Pupille zurückkehrt, die Pupille erscheint daher schwarz. Der Grund hiervon liegt hauptsächlich darin, dass die Strahlen eines leuchtenden Punktes, die ein Auge auf seiner Netzhaut vereinigt, nach der Reflexion auch genau wieder am Ort des leuchtenden Punktes gesammelt werden. Das Auge des Beobachters müsste also, um von diesem Licht etwas aufzufangen, zwischen den leuchtenden Körper und das beleuchtende Auge sich einschieben. Dies kann in der That auf folgende Weise bewerkstelligt werden. Man bringt vor das beobachtende Auge C (Fig. 121) eine schräg gehaltene Glasplatte G und stellt auf der gegen das Auge gerichteten Seite derselben eine Flamme A auf. Es fällt nun das von G reflectirte Licht dieser Flamme, das von einem Orte a herzukommen scheint, in das Auge C und wird von diesem wieder nach a reflectirt. Da aber zwischen C und a sich das

beobachtende Auge B befindet, so kann nun dieses das zurückgeworfene Licht auffangen. Es sieht hierbei das Auge B das Innere des Auges C erleuchtet, bekommt aber kein deutliches Bild von dem Hintergrund dieses Auges, weil es für die von C zurückgeworfenen convergenten Strahlen nicht accommodirt ist. Um dies zu können, müssen jene Strahlen durch eine vor's Auge gehaltene Concavlinse L parallel oder divergent gemacht werden. Auf diese Weise erhält man die Einrichtung des Helmholtz'schen Augenspiegels. Derselbe liefert ein virtuelles gleichgerichtetes Bild der Netzhaut des andern Auges. Lässt man das von dem Auge reflectirte Licht durch eine nahe vor dasselbe gehaltene Convexlinse gehen, so erhält man hingegen ein reelles umgekehrtes Bild der Netzhaut. Hierauf beruhen die Augenspiegel von Rüte, Coccius u. A., bei welchen das zu reflectirende Licht durch einen Hohlspiegel oder Planspiegel, der in seiner Mitte durchbohrt ist, in das Auge geworfen wird. Der Beobachter sieht durch diese Durchbohrung das von der Convexlinse entworfene Bild. Die nach

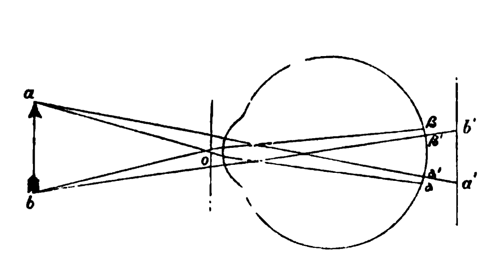


Fig. 120. Vergrösserung der Doppelbilder im Scheiner'schen Versuch.

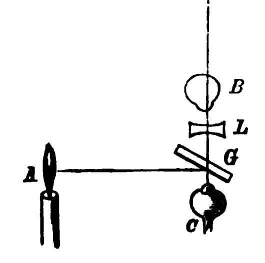


Fig. 121. Erleuchtung des Augengrundes.

dem letzteren Princip construirten Augenspiegel haben, weil sie sich besser zur Untersuchung des Auges eignen, vorzugsweise in der practischen Ophthalmologie Eingang gefunden, dagegen sind sie wegen der starken Beleuchtung des Auges weniger geeignet zur Beobachtung der von äussern Objecten entworfenen Netzhautbilder und ihrer Veränderung bei der Accommodation.

Dass die Grösse der Accommodationslinsen immer schneller abnimmt mit der Annäherung an's Auge, folgt unmittelbar aus den Gesetzen der Lichtbrechung im letzteren. Listing hat für sein schematisches Auge die Grösse der Zerstreuungskreise berechnet, welche entstehen, wenn ein leuchtender Punkt aus unendlicher Entfernung bis in sehr grosse Nähe kommt. Die folgende Tabelle enthält die Resultate.

Entfernung vom Auge	Durchmesser des Zerstreuungskreises	Entfernung vom Auge	Durchmesser des Zerstreuungskreises
∞	0	1,5 Meter	0,0443 Mm.
65 Meter	0,0011 Mm.	0,75 „	0,0825 „
25 „	0,0027 „	0,375 „	0,1616 „
12 „	0,0056 „	0,188 „	0,3122 „
6 „	0,0112 „	0,094 „	0,5768 „
3 „	0,0222 „	0,068 „	0,6484 „

2) **Form- und Lageänderungen der brechenden Flächen.** Die Veränderungen, welche an den brechenden Flächen des Auges bei der Accommodation zu beobachten sind, bestehen 1) in einer stärkeren Wölbung und schwachen Vorwärtsbewegung der Vorderfläche der Linse beim Nahesehen, 2) in einer gleichzeitigen, aber bei weitem schwächeren Wölbung der Hinterfläche der Linse, wobei dieselbe jedoch ihren Ort nur sehr wenig verändert. Die stärkere Wölbung der Vorderfläche der Linse lässt durch die Beobachtung der von ihr entworfenen Spiegelbilder eines leuchtenden Gegenstandes sich nachweisen. Stellt man auf die eine Seite des Auges ein Licht, während man von der andern Seite in das Auge hineinblickt, so sieht man, dass von dem Licht drei Spiegelbilder entworfen werden. Das hellste derselben rührt von der Hornhaut her: es bleibt bei der Accommodation völlig ungeändert. Ein zweites etwas grösseres und minder deutliches rührt von der Vorderfläche der Linse her: dieses Bild

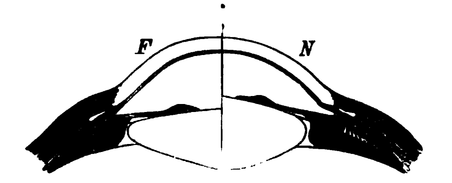


Fig. 122. Veränderung der Linse beim Nahesehen.

verkleinert sich beträchtlich bei der Accommodation für die Nähe und rückt zugleich mehr in die Mitte der Pupille. Das dritte Bild, welches von der hintern Fläche der Linse entworfen wird, ist ein umgekehrtes, es ist sehr klein und erscheint darum ziemlich hell und scharf begrenzt: dieses Bild bleibt bei der Accommodation für die Nähe unverändert an seinem Ort und erfährt eine so unbeträchtliche Verkleinerung, dass dieselbe nicht mit blossem Auge, sondern nur mit schärferen Messungshülfsmitteln sich nachweisen lässt. Aus diesen Beobachtungen lässt sich schliessen, dass bloss die vordere Linsenfläche eine erhebliche Veränderung bei der Accommodation erfährt, und zwar besteht dieselbe, da eine spiegelnde Kugel um so kleinere Bilder entwirft, je kleiner ihr Halbmesser ist, in einer stärkeren Wölbung bei der Accommodation für die Nähe. Dass hierbei zugleich die Vorderfläche der Linse etwas nach vorn rückt, lässt sich direct beobachten, wenn man das Auge so von der Seite betrachtet, dass man etwa noch die Hälfte der schwarzen Pupille vor dem Hornhautrand der Sclerotica hervorragen sieht: man bemerkt dann, dass bei der Accommodation für die Nähe das schwarze Oval der Pupille und ein Theil des ihm zugekehrten Irisrandes vor die Sclerotica hervortritt. Da nach diesen Beobachtungen die vordere Fläche der Linse vorrückt, während die hintere ihren Ort nicht verlässt, so muss die Linse beim Nahesehen in ihrer Mitte dicker werden, und, weil sich doch ihr Volum nicht verändern kann, so muss sie sich in ihrem

Aequatorialdurchmesser verkürzen. Die Fig. 122 stellt die hiernach sich ergebende Formänderung der Linse dar: auf der mit F bezeichneten Hälfte besteht Accommodation für die Ferne, auf der mit N bezeichneten Hälfte Accommodation für die Nähe. Man erkennt aus dieser Figur, dass durch die Formänderung der Linse der innere Rand der Iris, die Ciliarfortsätze und die Zonula Zinnii nach vorn rücken. Indem aber der Achsendurchmesser und die Wölbung der Linse im nahesehenden Auge zunehmen, müssen die auf die Linse fallenden Strahlen stärker als im fernsehenden Auge gebrochen werden.

Zur Beobachtung der Linsenreflexe bei der Accommodation benützt man besser als ein einfaches Flammenbild zwei Bilder, die man durch Erleuchtung zwei senkrecht über einander stehender Oeffnungen in einem Schirm erhält. a (in Fig. 123) ist der Hornhautreflex, b der vordere und c der hintere Linsenreflex dieser Oeffnungen, A ist die Beschaffenheit der Bilder im fernsehenden, B im nahesehenden Auge. Die Messung der Linsenbildchen mittelst des Ophthalmometers geschieht nach der im §. 113 angegebenen Methode durch Vergleichung mit einem Hornhautbilde. Helmholtz fand auf diese Weise, dass das von der vordern Fläche der Linse entworfene Bild beim Nahesehen etwa nur 5/9 der Grösse hat, die ihm beim Fernsehen zukommt. In den Beobachtungen von Helmholtz und von Knapp verkleinerte sich der Krümmungshalbmesser der vordern Linsenfläche beim Nahesehen um 2,3 bis 4 Millim., der Krümmungshalbmesser der hintern Linsenfläche nur ungefähr um 1 Millim. Helmholtz gibt als Mittelzahlen aus seinen Beobachtungen und Rechnungen für die bei der Accommodation sich verändernden optischen Constanten und Cardinalpunkte folgende Werthe. Als Ort eines Punktes ist in der Tabelle seine Entfernung von der vordern Hornhautfläche in Millim. genommen.

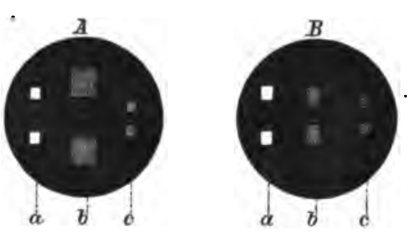


Fig. 123. Reflexbilder der Linse im fern- und nahesehenden Auge.

	Accommodation für Ferne	Accommodation für Nähe
Krümmungsradius der Hornhaut	8,0	8,0
Krümmungsradius der vordern Linsenfläche	10,0	6,0
Krümmungsradius der hintern Linsenfläche	6,0	5,5
Ort der vordern Linsenfläche	3,6	3,2
Ort der hintern Linsenfläche	7,2	7,2
Brennweite der Linse	43,707	33,785
Hintere Brennweite des Auges	19,875	17,756
Vordere Brennweite des Auges	14,858	13,274
Ort des vordern Brennpunktes	—12,918	—11,241
Ort des ersten Hauptpunktes	1,9403	2,0330
Ort des zweiten Hauptpunktes	2,3563	2,4919
Ort des ersten Knotenpunktes	6,957	6,515
Ort des zweiten Knotenpunktes	7,373	6,974
Ort des hinteren Brennpunktes	22,231	20,248

Mit diesen Resultaten stimmen auch die neueren Beobachtungen von Adamük und Woinow, Mandelstamm und Schoeler sowie von Reich gut überein. Zugleich zeigen dieselben, dass die Accommodationsänderungen an emmetropischen, myopischen und presbyopischen Augen in übereinstimmender Weise erfolgen. Ausserdem scheint sich aber aus ihnen auch eine sehr geringe Verschiebung des hintern Linsenscheitels gegen die Hornhaut hin bei der Accommodation für die Nähe zu ergeben. In Folge der Formveränderungen der Krystalllinse müssen im Auge zugleich Druckänderungen eintreten, indem der Druck in der Richtung der Axe der Linse ab-, in den Seitentheilen des Augapfels aber zunehmen wird. Hierauf ist es wahrscheinlich zurückzuführen, dass Hensen und Völckers bei Reizung der Ciliarnerven mit der Wölbung der Linse zugleich eine Verschiebung der Chorioidea nach vorn beobachteten. Um nachzuweisen, dass, während der Pupillenrand der Iris bei der Accommodation nach vorn gewölbt wird, gleichzeitig der äussere Rand derselben etwas zurücktritt, hat Helmholtz folgenden Versuch angegeben. Er entwirft auf der Iris des beobachteten Auges durch seitliche Beleuchtung eine caustische Linie. Kommt das Licht von b her (Fig. 124), so erscheint bei a die durch Brechung in der Hornhaut und wässerigen Feuchtigkeit entworfene caustische Linie. Man beobachtet nun, dass sich diese Linie bei der Accommodation für die Nähe dem Rand der Iris nähert, was auf ein Zurücktreten dieses Randes schliessen lässt*).

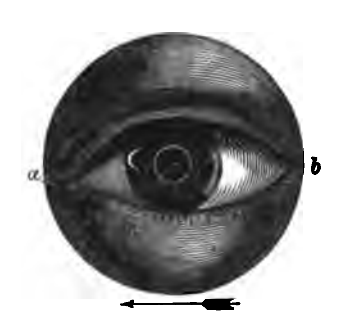


Fig. 124. Caustische Linie auf der Iris bei seitlicher Beleuchtung der Hornhaut.

3) Adaptation für Lichtstärken. Muskelwirkung bei der Accommodation. Die muskulöse Blendung des Auges, die Iris, ist für Lichtreize äusserst empfindlich. Die Pupille verengert sich bei wachsender und erweitert sich bei abnehmender Lichtstärke. Diese Bewegungen haben die Bedeutung einer Adaptation für wechselnde Lichtintensitäten, indem sie entweder die Menge des auf die Netzhaut fallenden Lichtes durch Abblenden der Randstrahlen ermässigen oder, bei sinkender Lichtstärke, eine bedeutendere Lichtmenge zulassen. Die Adaptation für Lichtstärken ist auch bei der Accommodation für Nähe und Ferne von Bedeutung, da die Lichtstärke eines Objectes im Verhältniss des Quadrats seiner Entfernung

*) Cramer, über das Accommodationsvermögen der Augen, 1855. Helmholtz, physiologische Optik und Archiv für Ophthalmologie Bd. 1. Knapp, ebend. Bd. 6. Schoeler und Mandelstamm ebend. Bd. 18. Adamük und Woinow, ebend. Bd. 15 u. 16. Reich, ebend. Bd. 20. Donders, die Anomalien der Refraction u. Accommodation, 1866. Mauthner, Vorlesungen über die optischen Fehler des Auges, 1872—76. O. Becker, Pathologie des Linsensystems, in Graefe u. Sämisch, Handbuch der Augenheilkunde, Bd. 5, 1.

abnimmt. Die Pupille verengert sich daher bei der Accommodation für die Nähe und erweitert sich bei der Accommodation für die Ferne, indem dort die Wirkung des Schliessmuskels, hier diejenige des Radialmuskels der Iris zum Uebergewicht kommt.

Die Veränderungen der Linsenflächen bei der Accommodation geschehen ebenfalls durch eine Muskelwirkung. Als hauptsächlichster Accommodationsmuskel ist wahrscheinlich der Ciliarmuskel (tensor chorioideae) zu betrachten, der einerseits an der Wand des Schlemm'schen Canals, anderseits am vordern Umfang der Aderhaut längs des hintern Endes der Zonula Zinnii befestigt ist. Setzt man voraus, dass sich die Zonula während der Ruhe in einem gewissen Grad von Spannung befinde, so wird bei der Zusammenziehung des genannten Muskels das hintere Ende der Zonula nach vorn gezogen und also die Spannung derselben vermindert werden (Fig. 122). Die gespannte Zonula wird die Linse in ihrem Durchmesser von vorn nach hinten zusammendrücken, beim Aufhören dieses Drucks wird also dieser Durchmesser sich vergrössern, indem die vordere und hintere Fläche sich stärker wölben (Helmholtz). Nun wird ferner bei der Accommodation für die Nähe die Pupille verengert. Da aber die Iris schwach gegen die vordere Augenkammer gewölbt ist, so muss dieselbe bei ihrer Contraction einen sich auf den Glaskörper fortpflanzenden Druck ausüben, durch welchen die Wölbung der hintern Linsenfläche vermindert, diejenige der vordern aber wahrscheinlich noch vermehrt wird. In der That hat Cramer gefunden, dass sich das von der Linse entworfene Bild bei starken Contractionen der Iris verändert.

Die Bewegung der Accommodationsmuskeln steht unter dem Einfluss des Willens, meistens aber geschieht sie unwillkürlich, indem das Auge durch eine Reflexbeziehung, die zwischen dem Sehnerven und dem Accommodationsapparat zu bestehen scheint, der Entfernung in seinem Gesichtsfeld befindlicher Objecte sich anpasst. Die motorischen Nervenfasern, von welchen sowohl die Accommodations- wie die Adaptationsbewegungen abhängig sind, verlaufen theils im Sympathicus, theils im Oculomotorius und wahrscheinlich zum Theil auch im Trigeminus. Sie treten sämmtlich in das Ganglion ciliare und von diesem zur Iris und zum Ciliarmuskel. Wird der Oculomotorius gelähmt, so büsst das Auge seine Accommodationsfähigkeit ein (Donders). Reizung des Ganglion ciliare aber am frisch enucleirten Auge von Menschen und Thieren bewirkt stärkere Wölbung der vorderen Linsenfläche (Hensen und Völckers). Der Radialmuskel der Iris wird durch den Sympathicus, der Kreismuskel derselben durch den Oculomotorius und Trigeminus innervirt (Budge und Waller). Die Erregung der zwei letztgenannten Nerven, sowie die Durchschneidung des Sympathicus bewirkt daher Verengerung, die Reizung des Sympathicus Erweiterung der Pupille. Bei der Reizung des Ganglion ciliare beobachtet man nach Hensen und Völckers neben der stärkeren Wölbung der Linse zugleich Verengerung der Pupille, und die Erweiterung derselben durch

Reizung des Sympathicus stellt sich auch nach der Exstirpation des Ganglion noch ein. Wahrscheinlich fliesst durch jeden der antagonistisch wirkenden Nerven der Iris ein gewisses Maass dauernder Innervation zu, daher die Pupillenweite wesentlich durch die Innervationszustände der Centralorgane bedingt ist. Bei der Paralyse der letztern ist die Pupille stark erweitert, bei centralen Reizungszuständen ist sie verengert. Hiernach muss man wohl annehmen, dass bei Reizungszuständen des Centralorgans die Ursprungsstellen des Oculomotorius in Miterregung versetzt werden, während bei dessen partieller Lähmung die entgegengesetzte Wirkung des Sympathicus zum Uebergewicht kommt. Unter normalen Verhältnissen wird die Verengerung der Iris am häufigsten durch die Lichtreizung der Netzhaut ausgelöst, wobei eine reflectorische Uebertragung der Reizung vom Opticus auf den Oculomotorius stattfindet. Diese Reflexbewegungen der Iris auf Lichtreize sind bei der Adaptation des Auges für Lichtstärken wesentlich betheiligt, indem mittelst derselben die Iris als ein bewegliches Diaphragma wirkt, welches die Menge des in das innere Auge eintretenden Lichtes dem Bedürfnisse anpasst.

Bei der automatischen sowohl wie bei der reflectorischen Erregung wird die Iris beider Augen stets gleichzeitig innervirt. Wenn z. B. ein Auge geschlossen und dadurch verdunkelt wird, so erweitert sich auch die Pupille des andern, geöffneten Auges. Ebenso accommodiren sich beide Augen fast immer gleichzeitig auf dieselbe Entfernung. Nur durch anhaltende Uebung kann diese Verbindung gelöst werden, die auf einer nahen Verknüpfung der beiden Innervationscentren zu beruhen scheint. Das Centralorgan für den Sphincter der Pupille liegt, wie Flourens erwiesen hat, in den Vierhügeln, indem Reizung derselben Verengerung beider Pupillen bewirkt: hier hängt somit wahrscheinlich der Nervus opticus einer jeden Seite mit dem Oculomotorius beider Seiten zusammen. Dagegen entspringen die Nervenfasern für den Radialmuskel nach Budge theils aus dem Rückenmark (zwischen dem 5. Hals- bis 6. Brustwirbel), theils aus dem verlängerten Mark: beide Fasergruppen treten in die Bahnen des Sympathicus, die letztgenannten in einem Verbindungsast des Hypoglossus zum obern Halsganglion.

Ausser durch centrale Einflüsse kann die Erweiterung oder Verengerung der Pupille durch verschiedene directe Einwirkungen auf die Iris hervorgerufen werden; sie tritt in diesen Fällen regelmässig auch dann noch ein, wenn die Iris nach Durchschneidung ihrer Nerven vom Centralorgan getrennt ist. So entsteht Erweiterung der Pupille, wenn man die Elektroden eines reizenden Stroms nahe dem Hornhautrand applicirt, Verengerung dagegen, wenn man dieselben in geringer Entfernung von der Hornhautmitte aufsetzt; die erstere Wirkung ist wohl durch die stärkere Erregung des Dilatators, die zweite durch überwiegende Erregung des Sphincters hervorgebracht (E. H. Weber). Verschiedene chemische Stoffe bewirken, auf das Auge applicirt, bald Erweiterung, bald Verengerung der Pupille. Das wirksamste Mittel zur Erweiterung ist das Atropin. Dasselbe

scheint gleichzeitig den Dilatator zu erregen und den Sphincter zu lähmen; diese lähmende Wirkung erstreckt sich auch auf den Tensor chorioideae, das Auge wird daher auf längere Zeit unfähig zur Accommodation. Entgegengesetzt wirken das Extract der Calabarbohne und das Nicotin, welche die Pupille verengern und die Refraction der Linse erhöhen, also das Auge kurzsichtig machen. Wahrscheinlich beruht diese Wirkung auf einer Reizung des Sphincters und des Ciliarmuskels, vielleicht unter gleichzeitiger Lähmung des Erweiterers und des Ciliarmuskels. In der Chloroformnarkose tritt zuerst Erweiterung, dann Verengerung ein (Dogiel). Endlich beobachtet man regelmässig Erweiterung nach dem Eintritt des Todes. Mit den Bewegungen der Pupille pflegen stets zugleich Veränderungen des intraocularen Druckes, d. h. des Druckes, welchen die Flüssigkeiten des Auges auf dessen Wandungen ausüben, verbunden zu sein. Diese können theils auf die unmittelbare Druckwirkung der Iris theils auf die Füllung der Blutgefässe der Chorioidea bezogen werden. Bei der Sympathicusreizung verengern sich nämlich, während die Pupille weiter wird, die Gefässe; bei der Oculomotoriusreizung erweitern sich dieselben, während die Pupille enger wird. Im ersteren Fall beobachtet man nun Abnahme, im letzteren Fall Zunahme des intraocularen Drucks. Erstere tritt auch bei der Atropinwirkung, letztere bei der Einwirkung der Myotica (Calabar, Nicotin) ein. Die Druckänderung erfolgt aber stets merklich später als die Pupillenänderung.

Die Ursache der Accommodation wurde schon von Keppler in die Krystalllinse verlegt. Er selbst und Viele nach ihm nahmen aber ausschliesslich eine Ortsveränderung der Linse an. Meistens glaubte man, diese Ortsveränderung werde durch Zusammenziehungen des Ciliarkörpers hervorgebracht. Cramer bewies jedoch durch die genaue Beobachtung der von der Vorderfläche der Linse herrührenden Reflexbilder, dass keine Ortsveränderung, sondern eine Formveränderung der Linse stattfindet. Diese wurde von C. auf die Contraction der Iris zurückgeführt, durch welche die gespannten Radialfasern auf die hinter ihnen liegenden Theile, den Rand der Linse und den Glaskörper, einen Druck ausüben sollen, der bewirke, dass der mittlere Theil der Linse durch die Pupille hervorzuquellen strebe. C. hat namentlich an frisch ausgeschnittenen Seehundsaugen, an welchen er mit dem Mikroskop die auf der hintern Fläche des Glaskörpers entworfenen Bilder beobachtete, den Einfluss der Iriscontraction beobachtet. Es ist aber möglich, dass hierbei eine gleichzeitige Erregung des Ciliarmuskels stattfand. Denn andere Beobachtungen beweisen, dass die Iriscontraction nicht unerlässlich für die Accommodation ist. Man kann häufig wahrnehmen, dass die Verengerung der Pupille der Accommodation für die Nähe erst nachfolgt. Jedenfalls ist also der Einfluss der Iris höchstens von secundärer Bedeutung. Abgesehen von den oben erwähnten direct bestätigenden Versuchen von Hensen und Völckers an den Augen von Hunden, Katzen, Affen und Menschen lässt sich für die Wirkung des Ciliarmuskels oder Tensor chorioideae auf die Zonula noch anführen, dass todte Linsen eine grössere Dicke besitzen, als sich dieselbe aus den Messungen am lebenden Auge ergibt, und dass nach einigen pathologischen Beobachtungen Verletzungen der Zonula oder mangelhafte Entwicklung derselben das Accommodationsvermögen entweder ganz aufheben oder in hohem Grade beschränken.

Ueber die Zeitdauer der Accommodation haben Vierordt und Aeby Messungen angestellt, aus denen hervorgeht, dass diese Dauer

wächst mit der Annäherung der fixirten Punkte. Die Accommodation erfolgt langsamer von fern auf nahe als von nah auf ferne. So erforderte sie z. B. bei Vierordt von 1800 auf 10 Cm. 1,8, in umgekehrter Richtung 0,84 Secunden. Diese Zeiträume sind ziemlich beträchtlich, wie es dem Contractionsmodus glatter Muskeln entspricht. Noch länger dauert die Adaptation der Iris für Lichtstärken. Bei plötzlicher Verdunkelung des Auges sieht man zuerst schneller, dann immer langsamer die Pupille sich erweitern. Hierauf beruht jedenfalls zum Theil jene Zunahme des Sehvermögens, die nach kurzem Aufenthalt im Dunkeln sich einzustellen pflegt. Es sind aber auf diese Erscheinung ausserdem noch die Nachwirkungen der vorher stattgefundenen Lichteindrücke von Einfluss, mit deren Abklingen die Empfindlichkeit der Rétina gemäss dem psycho-physischen Gesetze gesteigert werden muss (vgl. S. 587). Aubert hat die Gesammtheit der Erscheinungen, die beim Wechsel der Beleuchtung eintreten, als Adaptation bezeichnet. Um die hierbei stattfindenden Vorgänge klarer von einander zu trennen, ziehen wir es vor, jenen Ausdruck auf die Adaptationsbewegungen der Iris zu beschränken.

Für die Annahme, dass die Accommodationsbewegungen zunächst auf reflectorischem Wege, durch Reizung der Retina und des nervus opticus, angeregt werden, fehlt der directe Beweis. Dagegen ist dieser Beweis für die von der Lichtstärke abhängigen Irisbewegungen geliefert. Lässt man durch eine Convexlinse gesammeltes Licht auf die Iris direct fallen, so bleibt der Pupillendurchmesser ungeändert. Dieser vermindert sich aber rasch, sobald das Licht in die Pupille eindringt und also die Netzhaut trifft. Mayo sah nach Durchschneidung des nervus opticus bei Reizung des centralen Nervenstumpfes die Pupillenverengerung eintreten. Diese blieb aber aus, sobald der Oculomotorius durchschnitten war. Nach Adamük sollen übrigens die verengernden Fasern zuweilen nicht im Oculomotorius sondern im Abducens verlaufen *).

§. 116. Farbenzerstreuung im Auge.

Obgleich beim gewöhnlichen Sehen die Farbenzerstreuung kaum sich merklich macht, so ist das Auge doch keineswegs achromatisch: es kann niemals vollkommen genau gleichzeitig für alle Strahlen des Spectrums accommodirt sein, sondern es besitzt für Strahlen verschiedener Brechbarkeit verschiedene Sehweiten. Man kann sich von dieser Thatsache überzeugen, wenn man durch die punktförmige Oeffnung eines dunkeln Schirmes successiv verschiedenfarbiges Licht fallen lässt und die Entfernung aufsucht, in welcher jedesmal die Oeffnung noch punktförmig gesehen, die betreffende Farbe also auf der Netzhaut vereinigt wird. Man beobachtet dann, dass diese Vereinigung für rothes Licht in weit grösserer Entfernung möglich ist als für violettes Licht. Lässt man daher rothes und violettes Licht mit

*) Cramer, Helmholtz, Donders a. a. O. Budge, die Bewegung der Iris, 1855. Robertson, the calabar bean, Edinb. med. journ., 1863. Dogiel, Archiv f. Anat. u. Phys., 1866. Hensen und Völckers, Arch. f. Ophthalm. Bd. 19. Vierordt, Physiologie, 5. Aufl. Aeby, Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 11. Aubert, Physiologie der Netzhaut, 1864. Mayo, journ. de physiol. par Magendie, t. III. Adamük, med. Centralbl. 1870.

einander gemischt durch die enge Oeffnung des Schirms fallen, indem man ein purpurrothes Glas, das nur rothe und violette Strahlen durchlässt, hinter derselben aufstellt, so erscheint die Oeffnung niemals punktförmig, sondern in grösserer Entfernung ist ein rother Punkt von einem violetten Zerstreuungskreis und in kleinerer Entfernung ein violetter Punkt von einem rothen Zerstreuungskreis umgeben: dort werden die rothen Strahlen auf der Netzhaut und daher die violetten als die brechbareren vor derselben vereinigt, hier werden die violetten Strahlen auf der Netzhaut und daher die rothen als die minder brechbaren hinter derselben vereinigt. Zwischen beiden Distanzen liegt eine Strecke, in welcher der Lichtpunkt verbreitert aber einfarbig purpurroth erscheint, indem hier die Zerstreuungskreise der violetten und rothen Strahlen sich decken. Wenn von dem leuchtenden Punkt nicht blos rothes und violettes, sondern aus allen Farben zusammengesetztes weisses Licht ausgeht, so sind die Erscheinungen der Farbenzerstreuung weit weniger auffallend, denn nun decken sich zum Theil die Zerstreuungskreise der einzelnen Farben, und es erscheint daher um das weisse Feld nur ein weisslich violetter oder weisslich rother Saum, der, weil er sich sehr wenig von dem Weiss des Grundes unterscheidet, leicht übersehen wird.

Die Farbenzerstreuung im menschlichen Auge ist geringer als in einem ähnlichen aus Gläsern zusammengesetzten System. Nach Matthiessen beträgt der Abstand des Brennpunkts der rothen vom Brennpunkt der violetten Strahlen 0,58 bis 0,62 Mm., und nach Helmholtz berechnet sich für das reducirte Auge Listing's die Brennweite für Roth zu 20,524, für Violett zu 20,140 Mm. Diese geringe Farbenzerstreuung durch das optische System des Auges beruht darauf, dass die einzelnen durchsichtigen Medien desselben nur ein wenig grösseres Dispersionsvermögen als das destillirte Wasser besitzen.

Genauere Messungen der Farbenzerstreuung hat zuerst Fraunhofer ausgeführt. Matthiessen verfuhr so, dass er den kürzesten Abstand mass, in welchem eine Glastheilung deutlich gesehen werden konnte, wenn sie abwechselnd mit rothem und mit violettem Licht erleuchtet wurde. Der Unterschied war der Unterschied der Sehweite für rothes und für violettes Licht. In einem Auge, dessen brechende Medien aus destillirtem Wasser bestünden, würde nach Matthiessen der Abstand des violetten vom rothen Brennpunkt 0,434 Mm. betragen, also nur wenig geringer sein als im wirklichen Auge *).

§. 117. Monochromatische Abweichungen und Irradiation.

Die monochromatischen Abweichungen des Auges bestehen darin, dass Strahlen einfarbigen Lichts, welche von einem Objectpunkte ausgehen, nach der Brechung nicht wieder in einem einzigen Punkte sich

*) Helmholtz a. a. O. Matthiessen, Poggendorff's Annalen Bd. 71.

schneiden. Die monochromatischen Abweichungen des Auges unterscheiden sich von der sphärischen Abweichung genau geschliffener Glaslinsen dadurch, dass sie nicht symmetrisch um eine Axe sind, sondern dass die Strahlen eines homocentrischen Strahlenbüschels nicht nur in den verschiedenen Meridianen des Auges, sondern auch in den Abschnitten eines und desselben Meridians in verschiedenen Entfernungen zur Vereinigung kommen. Wenn man daher einen kleinen leuchtenden Punkt (z. B. eine feine Oeffnung in einem dunkeln Schirm) betrachtet, während das Auge nicht auf denselben accommodirt ist, so wird nicht ein kreisförmiges Zerstreuungsbild, sondern eine unregelmässig strahlige Figur gesehen, die in beiden Augen und für verschiedene Meridiane eines Auges verschieden ist. Diese Figur ist, wenn sich der Punkt in grösserer Entfernung befindet, als die Accommodationsdistanz beträgt, mehr in die Länge, wenn sich der Punkt in grösserer Nähe befindet, mehr in die Breite gezogen. Bei sehr beträchtlicher Lichtintensität des Punktes bleibt das strahlige Aussehen selbst in der Accommodationsdistanz. Ein bekanntes Beispiel der Strahlenfigur bieten die Sterne dar. Da bei weitem die meisten Augen nicht für unendliche Ferne accommodirt werden können, so erscheinen die Sterne gewöhnlich als in die Länge gezogene strahlige Bilder. Eine weitere Abweichung, die hierher gehört, besteht darin, dass das Auge niemals gleichzeitig für horizontale und für verticale Linien accommodirt ist. Das Auge ist mehr für die Ferne accommodirt, wenn es horizontale, mehr für die Nähe, wenn es verticale Linien in gleicher Distanz vom Auge betrachten will. Man muss daher eine verticale Linie weiter vom Auge entfernen als eine horizontale, wenn man sie beide gleichzeitig deutlich sehen will.

Die Ursachen der monochromatischen Abweichungen sind im Einzelnen noch wenig ermittelt. Im Ganzen kann das Auge theils durch Unregelmässigkeiten der brechenden Oberflächen zu Abweichungen Veranlassung geben, die der sphärischen Aberration der Glaslinsen entsprechen, theils aber auch durch Ungleichmässigkeiten in der Beschaffenheit der durchsichtigen Medien Verzerrungen der Bilder veranlassen. Die ungleiche Accommodation für verticale und horizontale Distanzen ist eine Abweichung ersterer Art, da sie in der Asymmetrie der verticalen und horizontalen Meridiane der brechenden Flächen ihre Ursache hat. Die strahligen Figuren leuchtender Punkte dagegen sind wohl den Abweichungen der zweiten Art zuzuzählen, man vermuthet insbesondere, dass sie in dem strahligen Bau der Linse ihren Grund haben.

Wie die Sterne und andere leuchtende Punkte strahlige Figuren, so entwerfen feine Lichtlinien schwächere Doppelbilder. Hierher gehören die mehrfachen Bilder, welche die meisten Augen von den Hörnern der Mondsichel sehen. Nicht zu verwechseln mit diesen durch Unregelmässigkeiten der brechenden Mittel bedingten Figuren sind die ihnen ähnlichen strahligen Zerstreuungsbilder, welche durch Befeuchtung der Hornhaut mit Thränen entstehen, sowie die Diffractionsbilder, welche durch Unregelmässigkeiten des Randes der Pupille

bedingt sind. Die letzteren unterscheiden sich von Zerstreuungsbildern wesentlich dadurch, dass diese beim Verdecken der Pupille von einer Seite her nach und nach auf einer Seite verschwinden, während Diffractionsstrahlen meistens nach allen Richtungen hin sich erstrecken, so dass, wenn man einen Theil der Pupille bedeckt, hier alle Theile der Figur mehr oder weniger gestört werden. Die ungleiche Accommodation für verticale und horizontale Linien ist zuerst von A. Fick beobachtet worden. Nach ihm ist das unbefangen blickende Auge meistens für Verticallinien accommodirt. Der Brennpunkt für horizontale Strahlen liegt nach Fick 0,035 Mm., nach Helmholtz 0,094 Mm. hinter dem Brennpunkt für verticale Strahlen, eine Abweichung, die beträchtlich kleiner ist als die des Brennpunktes für rothe und für violette Strahlen.

Wenn bei höheren Graden der Asymmetrie der brechenden Flächen die Deutlichkeit des Sehens merklich gestört wird, so bezeichnet man diese Anomalie als Astigmatismus. Je nach der Verschiedenheit der Brechungszustände des verticalen und horizontalen Meridians unterscheidet man verschiedene Formen von Astigmatismus. Bald ist nämlich das Auge in einem Meridian normalsichtig, im andern kurz- oder übersichtig, bald sind beide Meridiane ungleich kurzsichtig oder ungleich übersichtig, bald endlich ist der eine Meridian kurzsichtig, der andere übersichtig. Den Grad des Astigmatismus bemisst Donders nach dem Unterschied des Refractionszustandes beider Hauptmeridiane in derselben Weise wie nach §. 115 die Accommodationsbreite, d. h. er drückt den Astigmatismus in der Brennweite einer Linse aus, welche die Brechkraft des einen Meridians derjenigen des andern gleich bringen würde. Man erkennt den Astigmatismus am einfachsten an der Form des Zerstreuungskreises, welchen ein Lichtpunkt bildet. Der Lichtpunkt erscheint immer in einer Richtung zur Linie verbreitet, und aus der Veränderung, welche hierin Convex- oder Concavgläser hervorbringen, kann man leicht die Art des Astigmatismus bestimmen. Zur Aufhebung des Astigmatismus bedient man sich der sogenannten Cylinderbrillen, es sind dies Convex- oder Concavlinsen, die in der einen Richtung stärker als in der andern gekrümmt sind *).

Als eine Folgeerscheinung der monochromatischen Abweichungen des Auges ist die Irradiation zu betrachten, insofern dieselbe im gut accommodirten Auge stattfindet. Die Irradiation besteht darin, dass stark beleuchtete helle Flächen grösser erscheinen, als sie wirklich sind, während die benachbarten dunkeln Flächen um eben so viel kleiner aussehen. Hat man z. B. neben einander ein weisses Quadrat auf schwarzem Grunde und ein gleich grosses schwarzes Quadrat auf weissem Grunde, so erscheint das erstere viel grösser als das letztere. Bekannt ist, dass in hellen Handschuhen oder Schuhen die Hände oder Füsse grösser als in dunkeln aussehen. Schiebt man die Kante eines dunkeln Lineals so vor eine Lichtflamme, dass diese zur Hälfte verdeckt wird, so scheint das Lineal an der Stelle, wo es von der Flamme begrenzt ist, einen Ausschnitt zu haben.

---

*) Volkmann, Art. Sehen. A. Fick, Zeitschr. f. rat. Med. n. F. Bd. 2 u. Bd. 5, u. Arch. f. Ophthalm. Bd. 2. Donders, ebend. Bd. 6, 7. Knapp, ebend. Bd. 8. Kaiser, ebend. Bd. 11.

Die Irradiationserscheinungen sind am auffallendsten, wenn das Auge nicht genau für den Gegenstand accommodirt ist. Dies erklärt sich daraus, dass dann die Zerstreuungskreise des hellen Gegenstandes über seine dunkle Umgebung greifen und ihn so auf Kosten dieser vergrössert erscheinen lassen. Die Irradiation wird daher bei scharfer Accommodation vermindert, aber sie wird nicht ganz aufgehoben, indem sich wegen der monochromatischen Abweichungen auch im accommodirten Auge noch kleine Zerstreuungskreise bilden.

Die Irradiation ist schon seit langer Zeit bekannt. Von Keppler wurde sie auf mangelhafte Accommodation bezogen. Plateau verwarf diese Erklärung, da er auch eine Irradiation bei richtiger Sehweite wahrnahm, er betrachtete die Irradiation als eine Art Mitempfindung. Diese Meinung bekämpfte Welcker, indem er zu Keppler's Ansicht zurückkehrte. Helmholtz hat dann darauf hingewiesen, dass die monochromatischen Abweichungen auch bei vollkommen accommodirtem Auge Irradiationserscheinungen erklärlich machen. Dass wir die Zerstreuungskreise hierbei nicht als graue Ränder um die weissen Objecte, sondern vielmehr diese letzteren unmittelbar vergrössert sehen, erklärt sich aus dem psycho-physischen Gesetze, nach welchem kleinere Helligkeitsunterschiede namentlich bei intensiver Beleuchtung unserer Empfindung entgehen. (Vergl. §. 107 u. 122.) Endlich hat noch Volkmann auf Erscheinungen hingewiesen, die sich gerade entgegengesetzt den gewöhnlichen Irradiationserscheinungen verhalten, indem dabei nicht ein helles, sondern ein dunkles Object vergrössert erscheint. Betrachtet man z. B. schwarze Fäden auf hellem Grunde, so werden dieselben für breiter gehalten als sie sind. Auch diese Erscheinung hat in den Zerstreuungskreisen ihre Ursache, nur wird dabei offenbar ein Theil des grauen Zerstreuungskreises noch mit zu dem dunkeln Object gerechnet. Es ergibt sich aus diesen und andern Beobachtungen, dass ein psychologischer Factor bei der Irradiation nicht zu übersehen ist. Bei der Feststellung der Grenze zwischen zwei ungleich hellen Feldern kommt es darauf an, welches derselben den vorwiegenden Eindruck macht, dieses erscheint dann immer durch Hinzurechnung des Zerstreuungskreises vergrössert. Gewöhnlich prädominirt das Helle als solches, daher in den meisten Fällen die Irradiation des Hellen (positive Irradiation); es nimmt aber ausserdem auch das abgegrenzte Object gegenüber seiner Umgebung die vorwiegende Aufmerksamkeit in Anspruch; wo der letzte Einfluss überwiegt und zugleich das Object dunkel ist, kommt daher die Irradiation des Dunkeln zur Erscheinung (negative Irradiation) *).

§. 118. Die entoptischen Erscheinungen.

An diejenigen Ungenauigkeiten der Netzhautbilder, welche durch die Farbenzerstreuung und die monochromatischen Abweichungen entstehen, schliessen wir am zweckmässigsten eine Reihe von Erscheinungen an, die

*) Plateau, Poggendorff's Annalen, Ergänzungsbd. 1, 1838. Fechner, ebend. Bd. 50. Welcker, über Irradiation, 1852. Helmholtz, physiolog. Optik. Volkmann, Ber. d. sächs. Ges. 1857, und physiolog. Untersuchungen im Gebiete der Optik, 1863.

sämmtlich in kleinen dunkeln Körpern, welche sich in den brechenden Medien des Auges befinden, ihre nachweisbare Ursache haben. Diese dunkeln Körper werfen, wenn das Innere des Auges in der geeigneten Weise beleuchtet wird, ihre Schatten auf die Netzhaut. Das Auge kann demnach sämmtliche undurchsichtige Theile, die vor der Netzhaut liegen, in ihrem mehr oder weniger deutlichen Schattenbild auf der Netzhaut wahrnehmen. Aus diesem Grunde bezeichnet man auch die genannten Erscheinungen als entoptische Wahrnehmungen.

Die entoptischen Erscheinungen können in der Hornhaut, in der Linse oder im Glaskörper ihren Sitz haben, oder sie können von den vor der lichtempfindenden Schichte der Netzhaut liegenden Gefässen dieser Membran herrühren. Auf der Hornhaut entstehen zuweilen durch Benetzung mit Thränenfeuchtigkeit oder Augensalbe sowie durch Runzelungen der Conjunctiva kreis-, stern- oder unregelmässig wellenförmige Flecke. Die Linse ist der Sitz sehr mannigfaltiger entoptischer Objecte. So rühren nach Listing glänzend helle Flecken mit dunklem Rand, unregelmässig dunkle Flecken im entoptischen Gesichtsfeld von der Linse her. Dunkle radiale Linien sind wohl Andeutungen des strahligen Baues der Linse. Ein unregelmässiger Stern aus lichten Streifen rührt wahrscheinlich von der noch im Fötalzustand erfolgenden Trennung der vorderen Kapselmembran von der Innenseite der Hornhaut her. Die entoptischen Objecte des Glaskörpers zeichnen sich fast sämmtlich durch ihre Beweglichkeit aus, daher man sie auch als fliegende Mücken (mouches volantes) bezeichnet. Sie erscheinen in den verschiedensten Formen, theils als vereinzelte oder zusammengruppirte Kreise mit hellem Centrum, theils als unregelmässige Gruppen feiner Kügelchen, theils als Perlenschnüre u. s. w. Die fliegenden Mücken zeigen sowohl eine scheinbare als eine wirkliche Bewegung. Scheinbar ist diejenige Bewegung, welche die Bewegung des Auges begleitet. Es fliegt dabei die entoptische Erscheinung vor dem Fixationspunkte her, ohne je von ihm erreicht werden zu können. Eine wirkliche Bewegung beobachtet man, wenn man nach vorheriger Bewegung des Auges plötzlich den Blick fixirt, man sieht dann das entoptische Object seine Bewegung noch eine kurze Zeit mit verlangsamter Geschwindigkeit fortsetzen.

Um die angeführten entoptischen Objecte wahrnehmbar zu machen, muss man nahe vor dem Auge einen hellleuchtenden Punkt anbringen, dadurch werden die Schatten, die jene Objecte auf der Netzhaut entwerfen, ziemlich gross und scharf gezeichnet. Denn befindet sich (Fig. 125) der leuchtende Punkt a genau im vordern Brennpunkt, fällt also das Licht parallel auf die Netzhaut, so ist der auf der Netzhaut entworfene Schatten β genau ebensogross wie das entoptische Object b; befindet sich das Licht noch näher a[illegible] Brennpunkt (bei c), so ist der Schatten grösser als das Object, in grösse[illegible]e dagegen wird er immer kleiner und zuletzt verschwindend klein. Es [illegible] sich dies unmittelbar aus dem in der Fig. 125 angedeuteten Verlauf der [illegible]trahlen, wobei die drei

Die Irradiationserscheinungen sind am auffallendsten, wenn das Auge nicht genau für den Gegenstand accommodirt ist. Dies erklärt sich daraus, dass dann die Zerstreuungskreise des hellen Gegenstandes über seine dunkle Umgebung greifen und ihn so auf Kosten dieser vergrössert erscheinen lassen. Die Irradiation wird daher bei scharfer Accommodation vermindert, aber sie wird nicht ganz aufgehoben, indem sich wegen der monochromatischen Abweichungen auch im accommodirten Auge noch kleine Zerstreuungskreise bilden.

Die Irradiation ist schon seit langer Zeit bekannt. Von Keppler wurde sie auf mangelhafte Accommodation bezogen. Plateau verwarf diese Erklärung, da er auch eine Irradiation bei richtiger Sehweite wahrnahm, er betrachtete die Irradiation als eine Art Mitempfindung. Diese Meinung bekämpfte Welcker, indem er zu Keppler's Ansicht zurückkehrte. Helmholtz hat dann darauf hingewiesen, dass die monochromatischen Abweichungen auch bei vollkommen accommodirtem Auge Irradiationserscheinungen erklärlich machen. Dass wir die Zerstreuungskreise hierbei nicht als graue Ränder um die weissen Objecte, sondern vielmehr diese letzteren unmittelbar vergrössert sehen, erklärt sich aus dem psycho-physischen Gesetze, nach welchem kleinere Helligkeitsunterschiede namentlich bei intensiver Beleuchtung unserer Empfindung entgehen. (Vergl. §. 107 u. 122.) Endlich hat noch Volkmann auf Erscheinungen hingewiesen, die sich gerade entgegengesetzt den gewöhnlichen Irradiationserscheinungen verhalten, indem dabei nicht ein helles, sondern ein dunkles Object vergrössert erscheint. Betrachtet man z. B. schwarze Fäden auf hellem Grunde, so werden dieselben für breiter gehalten als sie sind. Auch diese Erscheinung hat in den Zerstreuungskreisen ihre Ursache, nur wird dabei offenbar ein Theil des grauen Zerstreuungskreises noch mit zu dem dunkeln Object gerechnet. Es ergibt sich aus diesen und andern Beobachtungen, dass ein psychologischer Factor bei der Irradiation nicht zu übersehen ist. Bei der Feststellung der Grenze zwischen zwei ungleich hellen Feldern kommt es darauf an, welches derselben den vorwiegenden Eindruck macht, dieses erscheint dann immer durch Hinzurechnung des Zerstreuungskreises vergrössert. Gewöhnlich prädominirt das Helle als solches, daher in den meisten Fällen die Irradiation des Hellen (positive Irradiation): es nimmt aber ausserdem auch das abgegrenzte Object gegenüber seiner Umgebung die vorwiegende Aufmerksamkeit in Anspruch; wo der letzte Einfluss überwiegt und zugleich das Object dunkel ist, kommt daher die Irradiation des Dunkeln zur Erscheinung (negative Irradiation) *).

§. 118. Die entoptischen Erscheinungen.

An diejenigen Ungenauigkeiten der Netzhautbilder, welche durch die Farbenzerstreuung und die monochromatischen Abweichungen entstehen, schliessen wir am zweckmässigsten eine Reihe von Erscheinungen an, die

*) Plateau, Poggendorff's Annalen, Ergänzungsbd. 1, 1838. Fechner, ebend. Bd. 50. Welcker, über Irradiation, 1852. Helmholtz, physiolog. Optik. Volkmann, Ber. d. sächs. Ges. 1857, und physiolog. Untersuchungen im Gebiete der Optik, 1863.

sämmtlich in kleinen dunkeln Körpern, welche sich in den brechenden Medien des Auges befinden, ihre nachweisbare Ursache haben. Diese dunkeln Körper werfen, wenn das Innere des Auges in der geeigneten Weise beleuchtet wird, ihre Schatten auf die Netzhaut. Das Auge kann demnach sämmtliche undurchsichtige Theile, die vor der Netzhaut liegen, in ihrem mehr oder weniger deutlichen Schattenbild auf der Netzhaut wahrnehmen. Aus diesem Grunde bezeichnet man auch die genannten Erscheinungen als entoptische Wahrnehmungen.

Die entoptischen Erscheinungen können in der Hornhaut, in der Linse oder im Glaskörper ihren Sitz haben, oder sie können von den vor der lichtempfindenden Schichte der Netzhaut liegenden Gefässen dieser Membran herrühren. Auf der Hornhaut entstehen zuweilen durch Benetzung mit Thränenfeuchtigkeit oder Augensalbe sowie durch Runzelungen der Conjunctiva kreis-, stern- oder unregelmässig wellenförmige Flecke. Die Linse ist der Sitz sehr mannigfaltiger entoptischer Objecte. So rühren nach Listing glänzend helle Flecken mit dunklem Rand, unregelmässig dunkle Flecken im entoptischen Gesichtsfeld von der Linse her. Dunkle radiale Linien sind wohl Andeutungen des strahligen Baues der Linse. Ein unregelmässiger Stern aus lichten Streifen rührt wahrscheinlich von der noch im Fötalzustand erfolgenden Trennung der vorderen Kapselmembran von der Innenseite der Hornhaut her. Die entoptischen Objecte des Glaskörpers zeichnen sich fast sämmtlich durch ihre Beweglichkeit aus, daher man sie auch als fliegende Mücken (mouches volantes) bezeichnet. Sie erscheinen in den verschiedensten Formen, theils als vereinzelte oder zusammengruppirte Kreise mit hellem Centrum, theils als unregelmässige Gruppen feiner Kügelchen, theils als Perlenschnüre u. s. w. Die fliegenden Mücken zeigen sowohl eine scheinbare als eine wirkliche Bewegung. Scheinbar ist diejenige Bewegung, welche die Bewegung des Auges begleitet. Es fliegt dabei die entoptische Erscheinung vor dem Fixationspunkte her, ohne je von ihm erreicht werden zu können. Eine wirkliche Bewegung beobachtet man, wenn man nach vorheriger Bewegung des Auges plötzlich den Blick fixirt, man sieht dann das entoptische Object seine Bewegung noch eine kurze Zeit mit verlangsamter Geschwindigkeit fortsetzen.

Um die angeführten entoptischen Objecte wahrnehmbar zu machen, muss man nahe vor dem Auge einen hellleuchtenden Punkt anbringen, dadurch werden die Schatten, die jene Objecte auf der Netzhaut entwerfen, ziemlich gross und scharf gezeichnet. Denn befindet sich (Fig. 125) der leuchtende Punkt a genau im vordern Brennpunkt, fällt also das Licht parallel auf die Netzhaut, so ist der auf der Netzhaut entworfene Schatten β genau ebensogross wie das entoptische Object b; befindet sich das Licht noch näher als der Brennpunkt (bei c), so ist der Schatten grösser als das Object, in grösserer Ferne dagegen wird er immer kleiner und zuletzt verschwindend klein. Es ergibt sich dies unmittelbar aus dem in der Fig. 125 angedeuteten Verlauf der Randstrahlen, wobei die drei

Die Irradiationserscheinungen sind am auffallendsten, wenn das Auge nicht genau für den Gegenstand accommodirt ist. Dies erklärt sich daraus, dass dann die Zerstreuungskreise des hellen Gegenstandes über seine dunkle Umgebung greifen und ihn so auf Kosten dieser vergrössert erscheinen lassen. Die Irradiation wird daher bei scharfer Accommodation vermindert, aber sie wird nicht ganz aufgehoben, indem sich wegen der monochromatischen Abweichungen auch im accommodirten Auge noch kleine Zerstreuungskreise bilden.

Die Irradiation ist schon seit langer Zeit bekannt. Von Keppler wurde sie auf mangelhafte Accommodation bezogen. Plateau verwarf diese Erklärung, da er auch eine Irradiation bei richtiger Sehweite wahrnahm, er betrachtete die Irradiation als eine Art Mitempfindung. Diese Meinung bekämpfte Welcker, indem er zu Keppler's Ansicht zurückkehrte. Helmholtz hat dann darauf hingewiesen, dass die monochromatischen Abweichungen auch bei vollkommen accommodirtem Auge Irradiationserscheinungen erklärlich machen. Dass wir die Zerstreuungskreise hierbei nicht als graue Ränder um die weissen Objecte, sondern vielmehr diese letzteren unmittelbar vergrössert sehen, erklärt sich aus dem psycho-physischen Gesetze, nach welchem kleinere Helligkeitsunterschiede namentlich bei intensiver Beleuchtung unserer Empfindung entgehen. (Vergl. §. 107 u. 122.) Endlich hat noch Volkmann auf Erscheinungen hingewiesen, die sich gerade entgegengesetzt den gewöhnlichen Irradiationserscheinungen verhalten, indem dabei nicht ein helles, sondern ein dunkles Object vergrössert erscheint. Betrachtet man z. B. schwarze Fäden auf hellem Grunde, so werden dieselben für breiter gehalten als sie sind. Auch diese Erscheinung hat in den Zerstreuungskreisen ihre Ursache, nur wird dabei offenbar ein Theil des grauen Zerstreuungskreises noch mit zu dem dunkeln Object gerechnet. Es ergibt sich aus diesen und andern Beobachtungen, dass ein psychologischer Factor bei der Irradiation nicht zu übersehen ist. Bei der Feststellung der Grenze zwischen zwei ungleich hellen Feldern kommt es darauf an, welches derselben den vorwiegenden Eindruck macht, dieses erscheint dann immer durch Hinzurechnung des Zerstreuungskreises vergrössert. Gewöhnlich prädominirt das Helle als solches, daher in den meisten Fällen die Irradiation des Hellen (positive Irradiation); es nimmt aber ausserdem auch das abgegrenzte Object gegenüber seiner Umgebung die vorwiegende Aufmerksamkeit in Anspruch; wo der letzte Einfluss überwiegt und zugleich das Object dunkel ist, kommt daher die Irradiation des Dunkeln zur Erscheinung (negative Irradiation) *).

§. 118. Die entoptischen Erscheinungen.

An diejenigen Ungenauigkeiten der Netzhautbilder, welche durch die Farbenzerstreuung und die monochromatischen Abweichungen entstehen, schliessen wir am zweckmässigsten eine Reihe von Erscheinungen an, die

*) Plateau, Poggendorff's Annalen, Ergänzungsbd. 1, 1838. Fechner, ebend. Bd. 50. Welcker, über Irradiation, 1852. Helmholtz, physiolog. Optik. Volkmann, Ber. d. sächs. Ges. 1857, und physiolog. Untersuchungen im Gebiete der Optik, 1863.

sämmtlich in kleinen dunkeln Körpern, welche sich in den brechenden Medien des Auges befinden, ihre nachweisbare Ursache haben. Diese dunkeln Körper werfen, wenn das Innere des Auges in der geeigneten Weise beleuchtet wird, ihre Schatten auf die Netzhaut. Das Auge kann demnach sämmtliche undurchsichtige Theile, die vor der Netzhaut liegen, in ihrem mehr oder weniger deutlichen Schattenbild auf der Netzhaut wahrnehmen. Aus diesem Grunde bezeichnet man auch die genannten Erscheinungen als entoptische Wahrnehmungen.

Die entoptischen Erscheinungen können in der Hornhaut, in der Linse oder im Glaskörper ihren Sitz haben, oder sie können von den vor der lichtempfindenden Schichte der Netzhaut liegenden Gefässen dieser Membran herrühren. Auf der Hornhaut entstehen zuweilen durch Benetzung mit Thränenfeuchtigkeit oder Augensalbe sowie durch Runzelungen der Conjunctiva kreis-, stern- oder unregelmässig wellenförmige Flecke. Die Linse ist der Sitz sehr mannigfaltiger entoptischer Objecte. So rühren nach Listing glänzend helle Flecken mit dunklem Rand, unregelmässig dunkle Flecken im entoptischen Gesichtsfeld von der Linse her. Dunkle radiale Linien sind wohl Andeutungen des strahligen Baues der Linse. Ein unregelmässiger Stern aus lichten Streifen rührt wahrscheinlich von der noch im Fötalzustand erfolgenden Trennung der vorderen Kapselmembran von der Innenseite der Hornhaut her. Die entoptischen Objecte des Glaskörpers zeichnen sich fast sämmtlich durch ihre Beweglichkeit aus, daher man sie auch als fliegende Mücken (mouches volantes) bezeichnet. Sie erscheinen in den verschiedensten Formen, theils als vereinzelte oder zusammengruppirte Kreise mit hellem Centrum, theils als unregelmässige Gruppen feiner Kügelchen, theils als Perlenschnüre u. s. w. Die fliegenden Mücken zeigen sowohl eine scheinbare als eine wirkliche Bewegung. Scheinbar ist diejenige Bewegung, welche die Bewegung des Auges begleitet. Es fliegt dabei die entoptische Erscheinung vor dem Fixationspunkte her, ohne je von ihm erreicht werden zu können. Eine wirkliche Bewegung beobachtet man, wenn man nach vorheriger Bewegung des Auges plötzlich den Blick fixirt, man sieht dann das entoptische Object seine Bewegung noch eine kurze Zeit mit verlangsamter Geschwindigkeit fortsetzen.

Um die angeführten entoptischen Objecte wahrnehmbar zu machen, muss man nahe vor dem Auge einen hellleuchtenden Punkt anbringen, dadurch werden die Schatten, die jene Objecte auf der Netzhaut entwerfen, ziemlich gross und scharf gezeichnet. Denn befindet sich (Fig. 125) der leuchtende Punkt a genau im vordern Brennpunkt, fällt also das Licht parallel auf die Netzhaut, so ist der auf der Netzhaut entworfene Schatten β genau ebensogross wie das entoptische Object b; befindet sich das Licht noch näher als der Brennpunkt (bei c), so ist der Schatten grösser als das Object, in grösserer Ferne dagegen wird er immer kleiner und zuletzt verschwindend klein. Es ergibt sich dies unmittelbar aus dem in der Fig. 125 angedeuteten Verlauf der Randstrahlen, wobei die drei

Die Irradiationserscheinungen sind am auffallendsten, wenn das Auge nicht genau für den Gegenstand accommodirt ist. Dies erklärt sich daraus, dass dann die Zerstreuungskreise des hellen Gegenstandes über seine dunkle Umgebung greifen und ihn so auf Kosten dieser vergrössert erscheinen lassen. Die Irradiation wird daher bei scharfer Accommodation vermindert, aber sie wird nicht ganz aufgehoben, indem sich wegen der monochromatischen Abweichungen auch im accommodirten Auge noch kleine Zerstreuungskreise bilden.

Die Irradiation ist schon seit langer Zeit bekannt. Von Keppler wurde sie auf mangelhafte Accommodation bezogen. Plateau verwarf diese Erklärung, da er auch eine Irradiation bei richtiger Sehweite wahrnahm, er betrachtete die Irradiation als eine Art Mitempfindung. Diese Meinung bekämpfte Welcker, indem er zu Keppler's Ansicht zurückkehrte. Helmholtz hat dann darauf hingewiesen, dass die monochromatischen Abweichungen auch bei vollkommen accommodirtem Auge Irradiationserscheinungen erklärlich machen. Dass wir die Zerstreuungskreise hierbei nicht als graue Ränder um die weissen Objecte, sondern vielmehr diese letzteren unmittelbar vergrössert sehen, erklärt sich aus dem psycho-physischen Gesetze, nach welchem kleinere Helligkeitsunterschiede namentlich bei intensiver Beleuchtung unserer Empfindung entgehen. (Vergl. §. 107 u. 122.) Endlich hat noch Volkmann auf Erscheinungen hingewiesen, die sich gerade entgegengesetzt den gewöhnlichen Irradiationserscheinungen verhalten, indem dabei nicht ein helles, sondern ein dunkles Object vergrössert erscheint. Betrachtet man z. B. schwarze Fäden auf hellem Grunde, so werden dieselben für breiter gehalten als sie sind. Auch diese Erscheinung hat in den Zerstreuungskreisen ihre Ursache, nur wird dabei offenbar ein Theil des grauen Zerstreuungskreises noch mit zu dem dunkeln Object gerechnet. Es ergibt sich aus diesen und andern Beobachtungen, dass ein psychologischer Factor bei der Irradiation nicht zu übersehen ist. Bei der Feststellung der Grenze zwischen zwei ungleich hellen Feldern kommt es darauf an, welches derselben den vorwiegenden Eindruck macht, dieses erscheint dann immer durch Hinzurechnung des Zerstreuungskreises vergrössert. Gewöhnlich prädominirt das Helle als solches, daher in den meisten Fällen die Irradiation des Hellen (positive Irradiation); es nimmt aber ausserdem auch das abgegrenzte Object gegenüber seiner Umgebung die vorwiegende Aufmerksamkeit in Anspruch; wo der letzte Einfluss überwiegt und zugleich das Object dunkel ist, kommt daher die Irradiation des Dunkeln zur Erscheinung (negative Irradiation) *).

§. 118. Die entoptischen Erscheinungen.

An diejenigen Ungenauigkeiten der Netzhautbilder, welche durch die Farbenzerstreuung und die monochromatischen Abweichungen entstehen, schliessen wir am zweckmässigsten eine Reihe von Erscheinungen an, die

*) Plateau, Poggendorff's Annalen, Ergänzungsbd. 1, 1838. Fechner, ebend. Bd. 50. Welcker, über Irradiation, 1852. Helmholtz, physiolog. Optik. Volkmann, Ber. d. sächs. Ges. 1857, und physiolog. Untersuchungen im Gebiete der Optik, 1863.

sämmtlich in kleinen dunkeln Körpern, welche sich in den brechenden Medien des Auges befinden, ihre nachweisbare Ursache haben. Diese dunkeln Körper werfen, wenn das Innere des Auges in der geeigneten Weise beleuchtet wird, ihre Schatten auf die Netzhaut. Das Auge kann demnach sämmtliche undurchsichtige Theile, die vor der Netzhaut liegen, in ihrem mehr oder weniger deutlichen Schattenbild auf der Netzhaut wahrnehmen. Aus diesem Grunde bezeichnet man auch die genannten Erscheinungen als entoptische Wahrnehmungen.

Die entoptischen Erscheinungen können in der Hornhaut, in der Linse oder im Glaskörper ihren Sitz haben, oder sie können von den vor der lichtempfindenden Schichte der Netzhaut liegenden Gefässen dieser Membran herrühren. Auf der Hornhaut entstehen zuweilen durch Benetzung mit Thränenfeuchtigkeit oder Augensalbe sowie durch Runzelungen der Conjunctiva kreis-, stern- oder unregelmässig wellenförmige Flecke. Die Linse ist der Sitz sehr mannigfaltiger entoptischer Objecte. So rühren nach Listing glänzend helle Flecken mit dunklem Rand, unregelmässig dunkle Flecken im entoptischen Gesichtsfeld von der Linse her. Dunkle radiale Linien sind wohl Andeutungen des strahligen Baues der Linse. Ein unregelmässiger Stern aus lichten Streifen rührt wahrscheinlich von der noch im Fötalzustand erfolgenden Trennung der vorderen Kapselmembran von der Innenseite der Hornhaut her. Die entoptischen Objecte des Glaskörpers zeichnen sich fast sämmtlich durch ihre Beweglichkeit aus, daher man sie auch als fliegende Mücken (mouches volantes) bezeichnet. Sie erscheinen in den verschiedensten Formen, theils als vereinzelte oder zusammengruppirte Kreise mit hellem Centrum, theils als unregelmässige Gruppen feiner Kügelchen, theils als Perlenschnüre u. s. w. Die fliegenden Mücken zeigen sowohl eine scheinbare als eine wirkliche Bewegung. Scheinbar ist diejenige Bewegung, welche die Bewegung des Auges begleitet. Es fliegt dabei die entoptische Erscheinung vor dem Fixationspunkte her, ohne je von ihm erreicht werden zu können. Eine wirkliche Bewegung beobachtet man, wenn man nach vorheriger Bewegung des Auges plötzlich den Blick fixirt, man sieht dann das entoptische Object seine Bewegung noch eine kurze Zeit mit verlangsamter Geschwindigkeit fortsetzen.

Um die angeführten entoptischen Objecte wahrnehmbar zu machen, muss man nahe vor dem Auge einen hellleuchtenden Punkt anbringen, dadurch werden die Schatten, die jene Objecte auf der Netzhaut entwerfen, ziemlich gross und scharf gezeichnet. Denn befindet sich (Fig. 125) der leuchtende Punkt a genau im vordern Brennpunkt, fällt also das Licht parallel auf die Netzhaut, so ist der auf der Netzhaut entworfene Schatten β genau ebensogross wie das entoptische Object b; befindet sich das Licht noch näher als der Brennpunkt (bei c), so ist der Schatten grösser als das Object, in grösserer Ferne dagegen wird er immer kleiner und zuletzt verschwindend klein. Es ergibt sich dies unmittelbar aus dem in der Fig. 125 angedeuteten Verlauf der Randstrahlen, wobei die drei

Die Irradiationserscheinungen sind am auffallendsten, wenn das Auge nicht genau für den Gegenstand accommodirt ist. Dies erklärt sich daraus, dass dann die Zerstreuungskreise des hellen Gegenstandes über seine dunkle Umgebung greifen und ihn so auf Kosten dieser vergrössert erscheinen lassen. Die Irradiation wird daher bei scharfer Accommodation vermindert, aber sie wird nicht ganz aufgehoben, indem sich wegen der monochromatischen Abweichungen auch im accommodirten Auge noch kleine Zerstreuungskreise bilden.

Die Irradiation ist schon seit langer Zeit bekannt. Von Keppler wurde sie auf mangelhafte Accommodation bezogen. Plateau verwarf diese Erklärung, da er auch eine Irradiation bei richtiger Sehweite wahrnahm, er betrachtete die Irradiation als eine Art Mitempfindung. Diese Meinung bekämpfte Welcker, indem er zu Keppler's Ansicht zurückkehrte. Helmholtz hat dann darauf hingewiesen, dass die monochromatischen Abweichungen auch bei vollkommen accommodirtem Auge Irradiationserscheinungen erklärlich machen. Dass wir die Zerstreuungskreise hierbei nicht als graue Ränder um die weissen Objecte, sondern vielmehr diese letzteren unmittelbar vergrössert sehen, erklärt sich aus dem psycho-physischen Gesetze, nach welchem kleinere Helligkeitsunterschiede namentlich bei intensiver Beleuchtung unserer Empfindung entgehen. (Vergl. §. 107 u. 122.) Endlich hat noch Volkmann auf Erscheinungen hingewiesen, die sich gerade entgegengesetzt den gewöhnlichen Irradiationserscheinungen verhalten, indem dabei nicht ein helles, sondern ein dunkles Object vergrössert erscheint. Betrachtet man z. B. schwarze Fäden auf hellem Grunde, so werden dieselben für breiter gehalten als sie sind. Auch diese Erscheinung hat in den Zerstreuungskreisen ihre Ursache, nur wird dabei offenbar ein Theil des grauen Zerstreuungskreises noch mit zu dem dunkeln Object gerechnet. Es ergibt sich aus diesen und andern Beobachtungen, dass ein psychologischer Factor bei der Irradiation nicht zu übersehen ist. Bei der Feststellung der Grenze zwischen zwei ungleich hellen Feldern kommt es darauf an, welches derselben den vorwiegenden Eindruck macht, dieses erscheint dann immer durch Hinzurechnung des Zerstreuungskreises vergrössert. Gewöhnlich prädominirt das Helle als solches, daher in den meisten Fällen die Irradiation des Hellen (positive Irradiation); es nimmt aber ausserdem auch das abgegrenzte Object gegenüber seiner Umgebung die vorwiegende Aufmerksamkeit in Anspruch; wo der letzte Einfluss überwiegt und zugleich das Object dunkel ist, kommt daher die Irradiation des Dunkeln zur Erscheinung (negative Irradiation) *).

§. 118. Die entoptischen Erscheinungen.

An diejenigen Ungenauigkeiten der Netzhautbilder, welche durch die Farbenzerstreuung und die monochromatischen Abweichungen entstehen, schliessen wir am zweckmässigsten eine Reihe von Erscheinungen an, die

---

*) Plateau, Poggendorff's Annalen, Ergänzungsbd. 1, 1838. Fechner, ebend. Bd. 50. Welcker, über Irradiation, 1852. Helmholtz, physiolog. Optik. Volkmann, Ber. d. sächs. Ges. 1857, und physiolog. Untersuchungen im Gebiete der Optik, 1863.

sämmtlich in kleinen dunkeln Körpern, welche sich in den brechenden Medien des Auges befinden, ihre nachweisbare Ursache haben. Diese dunkeln Körper werfen, wenn das Innere des Auges in der geeigneten Weise beleuchtet wird, ihre Schatten auf die Netzhaut. Das Auge kann demnach sämmtliche undurchsichtige Theile, die vor der Netzhaut liegen, in ihrem mehr oder weniger deutlichen Schattenbild auf der Netzhaut wahrnehmen. Aus diesem Grunde bezeichnet man auch die genannten Erscheinungen als entoptische Wahrnehmungen.

Die entoptischen Erscheinungen können in der Hornhaut, in der Linse oder im Glaskörper ihren Sitz haben, oder sie können von den vor der lichtempfindenden Schichte der Netzhaut liegenden Gefässen dieser Membran herrühren. Auf der Hornhaut entstehen zuweilen durch Benetzung mit Thränenfeuchtigkeit oder Augensalbe sowie durch Runzelungen der Conjunctiva kreis-, stern- oder unregelmässig wellenförmige Flecke. Die Linse ist der Sitz sehr mannigfaltiger entoptischer Objecte. So rühren nach Listing glänzend helle Flecken mit dunklem Rand, unregelmässig dunkle Flecken im entoptischen Gesichtsfeld von der Linse her. Dunkle radiale Linien sind wohl Andeutungen des strahligen Baues der Linse. Ein unregelmässiger Stern aus lichten Streifen rührt wahrscheinlich von der noch im Fötalzustand erfolgenden Trennung der vorderen Kapselmembran von der Innenseite der Hornhaut her. Die entoptischen Objecte des Glaskörpers zeichnen sich fast sämmtlich durch ihre Beweglichkeit aus, daher man sie auch als fliegende Mücken (mouches volantes) bezeichnet. Sie erscheinen in den verschiedensten Formen, theils als vereinzelte oder zusammengruppirte Kreise mit hellem Centrum, theils als unregelmässige Gruppen feiner Kügelchen, theils als Perlenschnüre u. s. w. Die fliegenden Mücken zeigen sowohl eine scheinbare als eine wirkliche Bewegung. Scheinbar ist diejenige Bewegung, welche die Bewegung des Auges begleitet. Es fliegt dabei die entoptische Erscheinung vor dem Fixationspunkte her, ohne je von ihm erreicht werden zu können. Eine wirkliche Bewegung beobachtet man, wenn man nach vorheriger Bewegung des Auges plötzlich den Blick fixirt, man sieht dann das entoptische Object seine Bewegung noch eine kurze Zeit mit verlangsamter Geschwindigkeit fortsetzen.

Um die angeführten entoptischen Objecte wahrnehmbar zu machen, muss man nahe vor dem Auge einen hellleuchtenden Punkt anbringen, dadurch werden die Schatten, die jene Objecte auf der Netzhaut entwerfen, ziemlich gross und scharf gezeichnet. Denn befindet sich (Fig. 125) der leuchtende Punkt a genau im vordern Brennpunkt, fällt also das Licht parallel auf die Netzhaut, so ist der auf der Netzhaut entworfene Schatten β genau ebensogross wie das entoptische Object b; befindet sich das Licht noch näher als der Brennpunkt (bei c), so ist der Schatten grösser als das Object, in grösserer Ferne dagegen wird er immer kleiner und zuletzt verschwindend klein. Es ergibt sich dies unmittelbar aus dem in der Fig. 125 angedeuteten Verlauf der Randstrahlen, wobei die drei

angeführten Fälle durch ausgezogenene, gestrichelte und punktirte Linien unterschieden sind. Daher kommt es, dass man ohne besondere Hülfsmittel höchstens die entoptischen Objecte des Glaskörpers, die sich sehr nahe vor der Netzhaut befinden, wahrnimmt. Um die andern wahrnehmbar zu machen, benützt man am zweckmässigsten eine Sammellinse von kleiner Brennweite, vor der man in einiger Entfernung eine Lichtflamme aufstellt, und lässt das von ihr gesammelte Licht durch die feine Oeffnung eines dunkeln Schirms fallen. Wird das Auge dieser Oeffnung sehr genähert, so erscheint nun das vom Rand der Iris begrenzte entoptische Gesichtsfeld. Wenn das Auge seine Stellung zu der Lichtquelle verändert, so verändern auch, entsprechend der Bewegung der Schatten auf der Netzhaut, die entoptischen Objecte im Gesichtsfeld ihren Ort. Listing hat diese Bewegung die relative entoptische Parallaxe genannt und sie zur Bestimmung des Orts der entoptischen Objecte im Auge benützt. Er nennt sie positiv, wenn der Schatten sich in gleichem Sinn wie der Visirpunkt bewegt,

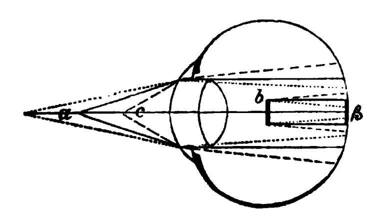


Fig. 125. Entoptische Schatten auf der Netzhaut.

negativ im entgegengesetzten Fall. Die Parallaxe ist null für Objecte, die in der Ebene der Pupille liegen, positiv für Objecte hinter der Pupille, negativ für Objecte vor der Pupille. Für Objecte, welche der Netzhaut sehr nahe liegen, ist die Verschiebung der Schatten fast eben so gross, als die des Visirpunktes, so dass sie den Bewegungen desselben überallhin folgen. Listing wies nach, dass die von der Linse herrührenden entoptischen Figuren leicht aus der Structur derselben sich ableiten lassen. Doncan zeigte die Uebereinstimmung der entoptischen Figuren des Glaskörpers mit mikroskopischen Formen desselben *).

Die entoptische Wahrnehmung der Netzhautgefässe oder die Aderfigur entsteht, wenn man die Netzhaut auf eine ungewöhnliche Weise, entweder von der Seite oder bei fortwährender Bewegung der Lichtquelle, erleuchtet. Es erscheint dann ein Gefässbaum im Gesichtsfeld, der vollkommen demjenigen, welcher durch Injection der Netzhautgefässe dargestellt oder mittelst des Augenspiegels wahrgenommen werden kann, gleicht. Die Aderfigur entsteht daher offenbar durch den Schatten, welchen die Gefässe der Netzhaut auf dieser entwerfen. Entsprechend der Bewegung, welche dieser Gefässschatten erfahren muss, beobachtet man bei jeder Bewegung der Lichtquelle auch eine Bewegung der Aderfigur. In der Mitte der letzteren sieht man zuweilen eine helle Scheibe mit einem halbmondförmigen Schatten, wahrscheinlich dem Schatten der Netzhautgrube.

*) Listing, Beitrag zur physiologischen Optik, 1845. Doncan, de corporis vitrei structura, dissert. Utrecht 1854.

Purkinje, der zuerst die Aderfigur beobachtete, hat drei Methoden zur Hervorrufung derselben angegeben. Man sammelt entweder mittelst einer Convexlinse Licht auf dem äussern Theil der Sclerotica, während man den Blick auf einen dunkeln Hintergrund richtet: es erscheint dann in dem hell erleuchteten Gesichtsfeld die dunkle Gefässfigur. Oder man bewegt eine Kerzenflamme nahe vor dem Auge im Kreise herum. Oder endlich man führt eine in ein Kartenblatt gestochene feine Oeffnung vor der Pupille hin und her, während man gegen den hellen Himmel blickt. Bei der ersten Methode, welche die Gefässverzweigung am schönsten zeigt, wird unmittelbar durch das seitlich in die Sclerotica eindringende Licht der Gefässschatten entworfen. Bewegt man daher das Licht, so bewegt sich der Gefässschatten scheinbar in der nämlichen Richtung, denn wenn b sich nach a bewegt (Fig. 126), so bewegt sich gleichzeitig der Schatten β nach α oder im Gesichtsfeld in der Richtung von B nach A. Bei den zwei letzten Methoden wird zunächst das Bild des Lichtes a′ nach der Richtung der unterbrochenen Linie in α′ entworfen und von dort reflectirt, so dass der Schatten nach α″ fällt: bewegt sich jetzt a′ nach b′, so geht gleichzeitig α′ nach β′ und α″ nach β″ sowie A′ nach B′; es bewegt sich also auch hier das Bild des Schattens scheinbar in gleichem Sinn wie die Lichtquelle. Wenn dagegen a′ sich senkrecht gegen die Ebene der Zeichnung bewegt, so verhält es sich umgekehrt: hebt sich a′ über diese Ebene, so geht α′ unter, α″ wieder über und endlich A′ noch einmal unter dieselbe; hier scheint sich also der Schatten in der entgegengesetzten Richtung zu bewegen, als die Lichtquelle. — Die hier ausgeführte Theorie der entoptischen Erscheinung der Aderfigur hat H. Müller gegeben. Zugleich ist von ihm die Bewegung des Gefässschattens zur Bestimmung des Ortes der lichtpercipirenden Schichte der Netzhaut verwendet worden, worauf wir unten (in §. 119) zurückkommen werden*).

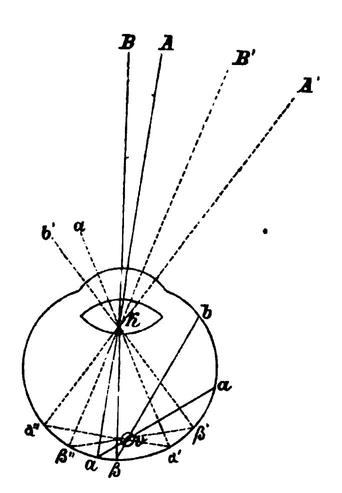


Fig. 126. Entoptischer Schatten der Netzhautgefässe.

B. Licht- und Farbenempfindungen.

§. 119. Die lichtempfindenden Elemente der Netzhaut.

Von den in §. 111 aufgeführten Schichten der Netzhaut ist es allein die Schichte der Zapfen und Stäbchen, welche unter gewöhnlichen Verhältnissen auf äussere Reize Empfindungen vermittelt, insbesondere ist sie

*) Purkinje, Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne, Bd. 1 1819. H. Müller, Verhandlungen der physikal.-med. Ges. zu Würzburg, Bd. 4.

ausschliesslich zur Erregung durch objectives Licht befähigt. Die Fasern des Sehnerven können durch die allgemeinen Nervenreize (mechanische, chemische, elektrische Reize), nicht aber durch das Licht erregt werden. Dafür, dass ausschliesslich die Zapfen- und Stäbchenschichte gegen Lichtreize empfänglich ist, gibt es folgende Beweise:

1) Diejenige Stelle der Netzhaut, an welcher die Stäbchen- und Zapfenschichte fehlt, die Eintrittsstelle des Sehnerven, ist gegen Licht unempfindlich. Es wird daher diese Stelle auch als der blinde Fleck der Netzhaut bezeichnet. Dieser Fleck liegt, dem Lageverhältniss des Sehnerveneintritts entsprechend, nach innen vom gelben Fleck, er bringt daher (wegen der Umkehr der Bilder) äussere Objecte zum Verschwinden, wenn diese nach aussen vom fixirten Punkte gelegen sind. Der blinde Fleck, der die Gestalt einer unregelmässigen Ellipse hat, umfasst in seinem horizontalen Durchmesser einen Gesichtswinkel von ungefähr 6°, es könnte auf ihm ein 6 bis 7 Fuss entferntes menschliches Angesicht oder eine Reihe von 11 Vollmonden neben einander verschwinden.

Um sich von der Existenz des blinden Flecks zu überzeugen, schliesse man das linke Auge, fixire dann mit dem rechten das Kreuzchen in Fig. 127, und bringe das Buch in eine Entfernung von etwa 1 Fuss vom Auge: es wird

Fig. 127. Mariotte'scher Versuch.

dann bei einer gewissen Stellung des Kopfs der schwarze Kreis rechts gänzlich verschwinden und der weisse Grund ohne Lücke erscheinen. Durch Versuche dieser Art ist der blinde Fleck schon von Mariotte entdeckt worden. Dieser schloss daraus, dass die Aderhaut die lichtempfindende Membran sei, weil sie und nicht die Netzhaut am blinden Fleck fehlt. Obgleich diese Ansicht bald von den meisten Physiologen aufgegeben wurde, so haben doch erst die neueren mikroskopischen Untersuchungen der Netzhaut als richtigen Grund für die Unempfindlichkeit des blinden Flecks das Fehlen der Stäbchen- und Zapfenschichte ergeben. Der wahre Durchmesser des blinden Flecks ist aus dem Gesichtswinkel, den derselbe im Sehfeld einnimmt, von Helmholtz zu 1,5 bis 1,8 Mm., sein Abstand von der Mitte des gelben Flecks zu 4,35 Mm. berechnet worden. Dies stimmt nahe genug mit den von E. H. Weber an Leichen ausgeführten Messungen, wonach der Durchmesser der Eintrittsstelle des Sehnerven 1,7 bis 2,1 Mm., der Abstand seiner Mitte von der Mitte des gelben Flecks 4,05 Mm. beträgt.

Einen noch directeren Beweis dafür, dass die Eintrittsstelle des Sehnerven der blinde Fleck ist, hat Donders beigebracht. Er warf mittelst des Augenspiegels das Licht einer entfernt stehenden Flamme in das Auge des Beobachteten. Dieser hatte, so lange das Flammenbildchen auf die Eintrittsstelle des Sehnerven fiel, keine Lichtempfindung, während dieselbe im Moment entstand, wo jenes Bild auf eine andere Stelle der Netzhaut trat.

2) Die Vorstellungen, die wir durch den Gesichtssinn von den äusseren Gegenständen empfangen, lassen darauf schliessen, dass die lichtpercipirenden Elemente continuirlich in einer Fläche neben einander geordnet sind. Dieser Forderung entsprechen aber unter allen Elementen der Netzhaut vorzugsweise die mosaikartig angeordneten Stäbchen und Zapfen.

3) Die Möglichkeit, den Schatten der in der Schichte der Sehnervenfasern befindlichen Netzhautgefässe wahrzunehmen, beweist, dass die lichtempfindenden Organe in den tieferen Schichten der Netzhaut liegen. Aus der Grösse der Bewegung, welche der entoptisch wahrgenommene Schatten dieser Gefässe macht, wenn die Lichtquelle um eine bestimmte Grösse bewegt wird, lässt sich aber unmittelbar auf die Entfernung schliessen, um welche die den Schatten empfindende Schichte hinter den beschattenden Gefässen gelegen ist. Nach den Beobachtungen von H. Müller beträgt diese Entfernung zwischen 0,17 und 0,36 Mm. Etwa dieselbe Zahl (0,2 bis 0,3 Mm.) erhält man nun bei directer Messung der Entfernung der Stäbchen- und Zapfenschichte von den Gefässen der Netzhaut.

4) Der Durchmesser eines einzelnen Zapfens entspricht ziemlich genau der Sehschärfe des Auges. Als Maass der Sehschärfe benützt man die kleinste Distanz zweier Eindrücke, die wir beim Sehen mit dem gelben Fleck, an welchem die Zapfen dicht an einander gedrängt stehen, noch eben mit dem Auge wahrnehmen können. Nach den Messungen von M. Schultze beträgt der Dickedurchmesser eines Zapfens am gelben Fleck 0,0020—0,0025 Mm. Die kleinste Distanz auf der Netzhaut, innerhalb welcher noch zwei Eindrücke geschieden werden können, bleibt nach den nahe übereinstimmenden Messungen von E. H. Weber, Helmholtz u. A. noch ziemlich weit über dieser Grösse, sie beträgt 0,0040—0,0054 Mm. Wie Volkmann ermittelt hat, kann durch anhaltende Uebung letztere Entfernung noch weiter, bis zu 0,0030 Mm., verringert werden, so dass wohl angenommen werden darf, sie nähere sich dem kleinsten Zapfendurchmesser. Auf den Seitentheilen der Netzhaut ist die Unterscheidungsfähigkeit viel geringer, und sie nimmt um so mehr ab, je weiter man sich vom Netzhautcentrum entfernt. Man nennt dasjenige Sehen, wobei sich die Bilder auf dem gelben Fleck abbilden, und das gesehene Object durch die Gesichtslinie fixirt wird, das directe, das Sehen mit den Seitentheilen der Netzhaut das indirecte Sehen. Im indirecten Sehen nimmt die Sehschärfe schneller nach oben und unten, als nach aussen und innen ab (Aubert und Förster).

Zur Bestimmung der Sehschärfe im directen Sehen benützt man zwei weisse parallele Linien auf dunklem oder dunkle Linien auf hellem Grunde. Man entfernt sich so weit, bis die beiden Linien in eine verschmelzen, aus der zurückgelegten Entfernung und der Distanz der beiden Linien ergibt sich der Gesichtswinkel, die diesem entsprechende Grösse des Netzhautbildchens ist nach §. 114 zu berechnen. Die so von den verschiedensten Beobachtern gewonnenen Werthe des kleinsten Gesichtswinkels schwanken fast zwischen 50 und 150, die meisten Messungen halten sich zwischen 60 und 90 Secunden. In Listing's schematischem Auge entspricht aber einem Gesichtswinkel von 60" eine Distanz der Netzhautbildchen von 0,00438 Mm., einem Gesichtswinkel von 73" eine Distanz von 0,00526 Mm. Uebrigens sind alle diese Beobachtungen wegen der in §. 117 beschriebenen Irradiation wahrscheinlich mit nicht unbeträchtlichen Fehlern behaftet. Auf die mosaikartige Anordnung der lichtpercipirenden Elemente schliesst man noch aus einer weiteren bei diesen Versuchen über die Sehschärfe

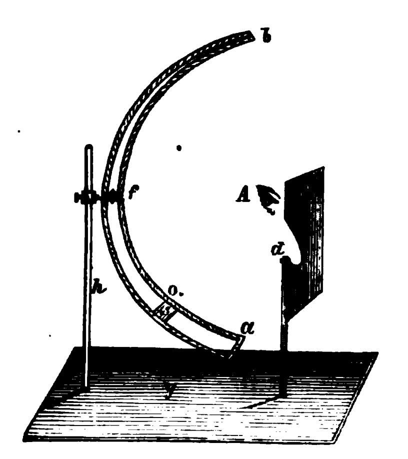


Fig. 128. Perimeter nach Förster.

sich darbietenden Erscheinung. Wählt man nämlich als Object ein System paralleler Linien oder ein feines Gitter, so erscheinen die Linien an verschiedenen Stellen wellenförmig gebogen.

Zur Messung der Sehschärfe im indirecten Sehen bedient man sich des zuerst von Aubert und Förster angewendeten Perimeters (Fig. 128). Dasselbe besteht aus einem mit Gradeintheilung versehenen Halbkreise a b, welcher an einer verticalen Säule h so befestigt ist, dass er um den Punkt f gedreht werden kann. Das Auge A des Beobachters fixirt den Punkt f unverrückt, während der Schirm B, welcher einen Ausschnitt d für die Nase besitzt, das andere Auge verdeckt. Durch die Drehungen des Halbkreises kann nun dem längs der Gradeintheilung verschiebbaren Object o jede beliebige Stellung im Sehfeld gegeben werden, wobei dessen Lage zum Fixationspunkte durch den Drehungswinkel bei f und durch die Winkeldistanz of bestimmt wird. Werden nun jedesmal die Stellen ermittelt, wo eine bestimmte Grösse des weissen Zwischenraums zwischen den Objecten o nicht mehr gesehen wird, so lässt sich daraus die Geschwindigkeit, mit der die Sehschärfe in den verschiedenen Meri-

dianen des Sehfeldes abnimmt, ermessen. In andern Versuchsreihen haben A. und F. Buchstaben oder Zahlen in das Gebiet des indirecten Sehens gebracht und für die verschiedenen Stellen des Gesichtsfeldes die Grössen bestimmt, welche diese Buchstaben oder Zahlen haben mussten, wenn sie noch eben deutlich erkannt werden sollten. Es ergab sich hierbei die merkwürdige, noch nicht erklärte Thatsache, dass die Accommodation auf die Schärfe des Sehens von Einfluss ist, indem bei scheinbar gleicher, in Wirklichkeit aber verschiedener Grösse zweier Zahlen die entferntere, grössere schon auf einem dem Netzhautcentrum näheren Theil der Netzhaut unerkennbar wird, als die nähere, kleinere. Vielleicht hängt diese Erscheinung mit der auf S. 630 erwähnten, von Völckers und Hensen beobachteten Verschiebung der Chorioidea und Retina bei der Accommodation für die Nähe zusammen.

Mit der Nachweisung, dass die Schichte der Zapfen und Stäbchen die lichtempfindenden Elemente enthält, ist selbstverständlich die Frage nach dem Ort der Lichtempfindung noch nicht vollständig beantwortet. Namentlich bleibt zweifelhaft, ob die Aussenglieder oder die Innenglieder die Lichtperception vermitteln. Brücke hat, auf das starke Lichtbrechungsvermögen der Aussenglieder gestützt, die Vermuthung ausgesprochen, dieselben möchten als katoptrische Apparate wirksam sein, indem sie das durch die Innenglieder gedrungene Licht wieder zu denselben zurückwerfen, und zwar so, dass jedes Aussenglied das Licht zu dem ihm zugehörigen Innenglied reflectire. Dann würde die eigentliche Function der Lichtempfindung offenbar den Innengliedern zufallen. Auf der andern Seite haben Hensen u. A. geltend gemacht, dass die aus den Bestimmungen der Sehschärfe namentlich von Volkmann gewonnenen kleinsten Distanzen sich wohl mit den Durchmessern der Aussenglieder, nicht aber mit den viel grösseren der Innenglieder in Einklang bringen lassen, ein Argument, das freilich wegen der Unsicherheit jener Bestimmungen an Gewicht verliert, dem sich aber nun noch die Thatsache beifügen liesse, dass der in §. 121 noch näher zu besprechende Sehpurpur nur in den Aussen-, nicht in den Innengliedern der Stäbchen vorkommt. Anderseits sind freilich die Pigmentkugeln in der Retina der Vögel in den Innengliedern gelegen. So lange wir daher über die Bedeutung dieser Substanzen für das Sehen keine näheren Aufschlüsse besitzen, muss die ganze Frage noch als eine offene betrachtet werden*).

§. 120. Mechanische und elektrische Reizung der Netzhaut und des Sehnerven.

Sowohl die Endausbreitung der Netzhaut wie die Fasern des Sehnerven werden durch allgemeine Nervenreize in Erregung versetzt. Der mechanische Reiz, z. B. ein Druck oder Stoss auf das Auge, erzeugt,

---

*) Volkmann, Art. Sehen, Verhandlungen der sächs. Ges. 1858 und physiol. Untersuchungen im Gebiete der Optik, 1. Helmholtz, physiologische Optik. E. H. Weber, Verhandl. der sächs. Gesellschaft 1852. H. Müller Verhandlungen der phys. med. Ges. zu Würzburg Bd. 4 und Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 8. Aubert und Förster, Archiv für Ophthalmologie, Bd. 3. Snellen und Landolt, in Sämisch und Graefe's Handbuch der Ophthalmol. III, 1.

wenn er plötzlich und ausgedehnt wirkt, eine Erleuchtung des ganzen Gesichtsfeldes. Ein örtlich beschränkter Druck erzeugt dagegen auch eine beschränkte Lichterscheinung, ein Druckbild (Phosphen). Das letztere wird nach Maassgabe der getroffenen Stelle der Netzhaut nach aussen versetzt. Wenn man z. B. das Auge oben drückt, so erscheint ein heller Fleck an der unteren Grenze des Gesichtsfeldes, wenn man das Auge aussen drückt, so erscheint ein solcher auf der inneren Seite. Auf die Wirkung eines schnell vorübergehenden Drucks ist ohne Zweifel auch das sogenannte Accommodationsphosphen zurückzuführen, ein Lichtsaum an der Grenze des Gesichtsfeldes, welcher im Moment aufblitzt, wo plötzlich das vorher für grosse Nähe accommodirte Auge wieder für die Ferne eingerichtet wird. Eigenthümlich sind die Erscheinungen, die ein mässiger Druck, welcher auf den ganzen Augapfel wirkt, in dem dunkeln Gesichtsfeld hervorruft. Es zeigen sich hier die verschiedensten Formen, rhombische, strahlige, sternförmige Figuren, in oft glänzenden Farben, die auf das mannigfaltigste mit einander abwechseln und, wenn der Druck aufhört, meist noch einige Zeit nachdauern. Mit diesen Erscheinungen verwandt sind jene Lichtempfindungen, die ohne äussere Ursache in dem dunkeln Gesichtsfeld auftreten, und die man das Eigenlicht der Netzhaut (Lichtchaos, Lichtstaub des dunkeln Gesichtsfeldes) genannt hat (Purkinje). Dasselbe besteht in einer äusserst schwachen unregelmässigen Erleuchtung des Gesichtsfeldes mit einzelnen helleren, wandelnden Lichtflecken oder Lichtstreifen, denen die Phantasie zuweilen bestimmtere Formen gibt. Wahrscheinlich rührt das Lichtchaos von der im Innern des Auges herrschenden Spannung her, die einen fortwährenden Druck auf die Netzhaut bedingt. Durchschneidung oder Zerrung des Sehnerven erzeugt dieselben Lichtphänomene wie ein heftiger, die Netzhaut treffender Reiz, während die Schmerzempfindungen weit geringer sind als bei der Reizung sensibler Hautnerven (Magendie).

Die elektrische Reizung des Auges erzeugt, gemäss dem Gesetz der Erregung der Empfindungsnerven (§. 97), nicht bloss einen Lichtblitz bei dem Entstehen und dem Verschwinden eines Stroms oder bei der Einwirkung von Stromesschwankungen, sondern sie veranlasst auch während der Dauer des constanten Stroms dauernde Lichterscheinungen. Alle diese Erscheinungen sind von der Richtung des Stroms in den Radialfasern der Netzhaut abhängig. Lässt man das Auge durch Ansetzen der Elektroden auf Stirn und Nacken in gerader Richtung von vorn nach hinten durchströmen, so wird, wenn der positive Strom vorn eintritt, das ganze Sehfeld erleuchtet, mit Ausnahme der dunkel bleibenden Eintrittsstelle des Sehnerven. Bei absteigendem Strom wird umgekehrt das Sehfeld dunkel und der Sehnerveneintritt erhellt. Lässt man den Strom in schräger Richtung durch das Auge gehen, indem man die negative Elektrode im Nacken, die positive am äussern Augenwinkel ansetzt, so erscheint die Nasenseite des Sehfeldes dunkel, die Schläfenseite hell, und die Eintrittsstelle des

Sehnerven erscheint wieder in dem hellen Theil dunkel. Wird das Auge so gedreht, dass der Fixationspunkt an die Grenze des hellen und dunkeln Theils fällt, so erstreckt sich von ihm aus ein helles Lichtbüschel gegen den dunklen, ein dunkles gegen den hellen Theil. Mit der Umkehr der Stromesrichtung kehrt sich die ganze Erscheinung um; gleich der Umkehr wirkt für einen Augenblick auch die Unterbrechung des Stroms. Alle diese Erscheinungen erklären sich unmittelbar aus den Gesetzen der elektrischen Erregung, unter der Voraussetzung, dass die Reizung an dem hintern, gegen die Zapfen gekehrten Ende der Radialfasern stattfindet. Ist der Strom gegen dieses Ende hin gerichtet, so muss beim Eintritt des Stroms Erhellung des Gesichtsfeldes oder des Theils vom Gesichtsfelde eintreten, wo der Strom in den Radialfasern die aufsteigende Richtung hat (vgl. §. 99 und 100). Der Sehnerv wirkt wahrscheinlich als ein schlechter Leiter schwächend auf den Strom und zeigt daher entgegengesetzte Beleuchtung. Die Lichtbüschel des gelben Flecks sind wohl dadurch veranlasst, dass im Umfang desselben die Nervenfasern nahezu parallel der Fläche der Membran verlaufen. Tritt z. B. der positive Strom am äussern Augenwinkel ein, so werden die Fasern hier in der Richtung von der Schläfen- zur Nasenseite durchflossen, also am äussern Rand der Netzhautgrube gegen die lichtpercipirenden Zapfen hin, am innern Rand von denselben weg: dort wird die Erregung gesteigert, hier vermindert.

Die subjectiven Lichterscheinungen im dunkeln Gesichtsfeld sind vorzüglich von Purkinje, die Gesichtserscheinungen bei constanten Strömen von Ritter und Purkinje studirt worden. Ritter gibt an, ein dem obigen bei mässig starken Strömen zu beobachtender entgegengesetzter Erfolg trete bei sehr starken Strömen ein. Doch sind diese äusserst anstrengenden Beobachtungen bis jetzt noch nicht wiederholt worden. Um die Einwirkung schwacher Ströme zu studiren, genügt eine Säule von 4—5 Grove'schen Elementen, die in feuchte Elektroden enden, deren eine man mit der Stirn, die andere mit dem Nacken in Berührung bringt *).

§. 121. Die Empfindung der Farben.

1) Einfache Farben. Als einfache Farben bezeichnet man in der Physik solches Licht, welches aus Aetherschwingungen von gleicher Geschwindigkeit besteht. Man erhält die einfachen Farben, indem man die Aetherschwingungen von verschiedener Geschwindigkeit, welche das zusammengesetzte Licht bilden, so von einander trennt, dass jede einzelne Geschwindigkeit isolirt zur Auffassung gelangen kann. Dies ist möglich mit Hülfe der Brechung des Lichtes, da nur Licht von übereinstimmender

*) Ritter, Beiträge zur näheren Kenntniss des Galvanismus, Bd. 2. Purkinje, Beobachtungen u. Versuche zur Physiologie der Sinne, 1819—25. Helmholtz a. a. O.

Geschwindigkeit der Aetherschwingungen oder einfaches Licht eine gleiche Brechbarkeit besitzt, während das zusammengesetzte Licht sich in ebenso viel einzelne Lichtarten von verschiedener Brechbarkeit sondert, als in ihm verschiedene Geschwindigkeiten der Aetherschwingungen enthalten sind. Das gewöhnlichste Hülfsmittel zur Trennung des zusammengesetzten Lichts in seine einfachen Bestandtheile ist das Prisma. Wenn man ein Prisma p p (Fig. 129), dessen brechender Winkel nach unten gekehrt ist, vor das Auge hält, und sich auf der andern Seite des Prismas ein leuchtender Punkt l befindet, so wird, wenn dieser leuchtende Punkt aus einer einfachen Farbe besteht, das von ihm ausgehende Licht im Auge o in einem einzigen Punkt wieder vereinigt, und es wird der Punkt l so gesehen, als wenn er an einem Ort v sich befände, denn die Lichtstrahlen werden durch das Prisma so gebrochen, dass sie in der Richtung v a in das Auge einfallen.

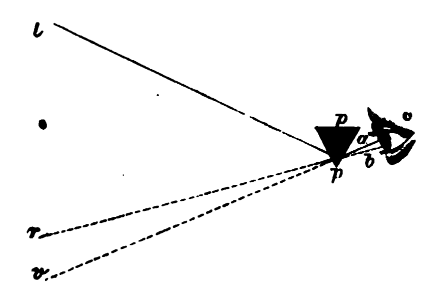


Fig. 129. Zerlegung des Lichts durch das Prisma.

Sendet dagegen der Punkt l Licht von verschiedener Brechbarkeit aus, so wird nun das durch das Prisma gegangene Licht nicht mehr in einem, sondern in mehreren Punkten vereinigt, und zwar in eben so vielen, als Grade der Brechbarkeit im Licht l enthalten sind. Ist dies z. B. aus zwei einfachen Farben zusammengesetzt, so wird die stärker brechbare Farbe etwa um den Winkel l p a, die schwächer brechbare um den Winkel l p b von ihrer Bahn abgelenkt, und das Auge sieht nun zwei leuchtende Punkte: den einen aus stärker brechbarem Licht bei v, den andern aus schwächer brechbarem Licht bei r. Sind in der Lichtquelle l alle möglichen Geschwindigkeiten der Aetherschwingung und daher auch der Brechbarkeit in continuirlicher Abstufung vorhanden, so wird das Auge o nicht bloss die zwei Punkte, sondern eine ganze Lichtlinie v r sehen. Man bezeichnet das so entworfene Bild, welches die verschiedenen Stufen der Brechbarkeit des leuchtenden Punktes l auseinandergelegt enthält, als das *prismatische Spectrum* dieses Punktes. Jeder einzelnen Brechbarkeitsstufe entspricht eine bestimmte *Qualität der Farbenempfindung*. Die brechbarsten Strahlen p a werden violett, die am wenigsten brechbaren p b werden roth empfunden. Zwischen diesen beiden äussersten Farben des Spectrums liegen in der Reihenfolge abnehmender Brechbarkeit Blau, Grün, Gelb, Orange.

Da die Verschiedenheit der Brechbarkeit ziemlich erheblich sein muss, um eine Verschiedenheit der Farbenempfindung zu veranlassen, so gehen die Farbentöne des Spectrums durch Uebergangstinten allmälig in einander über. Nur bei einer durch vergrössernde Hülfsmittel unterstützten Untersuchung des Spectrums zeigt sich dasselbe von einer grossen Zahl dunkler Linien, den Fraunhofer'schen Linien, durchzogen. Diese Linien, deren man um so zahlreichere vorfindet, je stärkere Vergrösserung man anwendet, zeigen uns, dass selbst im Sonnenlicht gewisse Stufen der Schwingungsdauer und Brechbarkeit fehlen. Anderseits aber lässt sich objectiv nachweisen, dass das Spectrum auch noch über das Roth und über das Violett hinausgeht, d. h. dass es Schwingungsgeschwindigkeiten des Lichtäthers gibt, die zu langsam oder zu schnell geschehen, als dass das Auge sie empfinden könnte. Die jenseits des Roth liegenden Strahlen bezeichnet man, weil sie durch ihre Wärmewirkungen nachgewiesen werden können, als die dunkeln Wärmestrahlen; die jenseits des Violett liegenden (ultravioletten) Strahlen dagegen nennt man, weil sie zuerst durch ihre chemische Wirkung bekannt wurden, die unsichtbaren chemischen Strahlen. Die Wärmestrahlen können desshalb von der Netzhaut nicht empfunden werden, weil sie gar nicht zur Netzhaut gelangen, indem die brechenden Medien des Auges sie absorbiren. Die chemischen Strahlen erregen nur eine so schwache Empfindung, dass dieselbe gegen die intensiven Farben des sichtbaren Spectrums verschwindet. Man kann aber das ultraviolette Licht unmittelbar sichtbar machen, wenn man durch einen Schirm das übrige Spectrum abblendet und durch einen Spalt des Schirms bloss ultraviolettes Licht gehen lässt, es erscheint dieses dann in indigblauer oder bei grösserer Intensität in bläulichgrauer Farbe. Lässt man die ultravioletten Strahlen durch Chininlösung, Uranglas oder andere fluorescirende Substanzen hindurchtreten, so werden diese Substanzen selbstleuchtend und erzeugen ein Licht, das mindestens 1200mal heller ist als das ultraviolette. Dennoch hört die Fluorescenz genau an derselben Grenze auf, bis zu welcher man bei sorgfältiger Abblendung des übrigen Lichtes das Ultraviolett auch unmittelbar noch wahrnehmen kann. Hieraus ist zu schliessen, dass auch das objective Licht auf der Seite der brechbarsten Strahlen nicht weiter reicht, als die Netzhaut für dasselbe empfindlich ist.

Um die Empfindungen der einfachen Farben vollkommen ungemischt zu erhalten, lässt man einen Strahl Sonnenlicht durch eine kleine Oeffnung in ein vollkommen verdunkeltes Zimmer fallen. Man betrachtet den Strahl entweder wie in Fig. 129 direct durch das Prisma und erhält so ein subjectives Spectrum, oder man kann auch an die Stelle des Auges eine Linse setzen, durch welche dann ein objectives Spectrum entworfen wird. Bei dieser Anwendung einer einzigen Lichtöffnung und eines einzigen Prismas gelangt aber immer noch leicht zerstreutes weisses Licht in das Auge und vermischt sich mit dem Spectralbild. Wo es sich um die Darstellung möglichst reiner Farbenempfindungen handelt, muss daher das Licht durch mehrere Prismen nach einander gebrochen werden.

Die folgende Tabelle enthält die im Spectrum gewöhnlich wahrnehmbaren Farben mit Angabe der Wellenlänge und der Schwingungsgeschwindigkeit und mit Hinzufügung der hauptsächlichsten dunkeln Linien, letztere sind, da sie als Merkzeichen zur Orientirung im Spectrum dienen, von Fraunhofer mit Buchstaben bezeichnet worden.

Fraunhofer'sche Linie	Farbe	Wellenlänge in Hunderttausendtheilen eines Millim.	Schwingungsgeschwindigkeit in der Sec.
B	Ende des Roth	6878	452 Billionen
C	Roth	6564	474 „
D	Orange	5888	582 „
E	Grün	5260	591 „
F	Blau	4848	641 „
G	Indigo	5281	724 „
H	Violett	3929	785 „

Als Uebergangstöne unterscheidet man noch Rothorange, Goldgelb, Grünblau, Indigblau. Durch Abblendung aller übrigen Strahlen kann man auch im Roth noch Strahlen bis zu einer Wellenlänge von 0,00081 Millim. wahrnehmen, diese erscheinen dann schwarzroth, dunkle Wärmestrahlen sind dagegen von Fizeau durch Brechung im Flintglasprisma bis zu einer Wellenlänge von 0,00194 Mm. nachgewiesen. Die Grenze des Ueberviolett liegt bei einer Wellenlänge von 0,00031 Mm.

Dass die Unsichtbarkeit der überrothen Strahlen in ihrer Absorption durch die Augenmedien begründet sei, hat Brücke gezeigt. Er liess Sonnenlicht, das in ein dunkles Zimmer geworfen war, durch ein vorn und hinten mittelst einer Terpentinölflamme berusstes Auge fallen, wodurch die leuchtenden Strahlen ausgeschlossen wurden: es konnte dann mittelst eines Thermomultiplicators keine Spur durch das Auge gegangener Wärmestrahlen mehr nachgewiesen werden. Ebenso vermuthete Brücke, dass die Unsichtbarkeit der ultravioletten Strahlen auf ihrer Absorption im Auge beruhe, er schloss dies daraus, dass die photographische Wirkung des übervioletten Lichtes bei Einschaltung der Augenmedien beträchtlich abnahm. Dagegen zeigten jedoch Donders und Rees, dass die Fluorescenz, welche durch übervioletttes Licht bewirkt werden kann, nicht erheblich geringer wird, wenn man dasselbe zuvor durch die Augenmedien gehen lässt, und Helmholtz machte die übervioletten Strahlen durch Ausschluss alles übrigen Lichtes direct sichtbar. Vergrössert wird die Wahrnehmbarkeit der brechbarsten Strahlen jedenfalls dadurch, dass die sämmtlichen Augenmedien Fluorescenz zeigen. Am stärksten ist nach Setschenow die Fluorescenz der Linse, am schwächsten die des Glaskörpers *).

2) Zusammengesetzte Farben. Weisses Licht. Wenn eine und dieselbe Stelle der Netzhaut von Licht verschiedener Schwingungsdauer getroffen wird, so entstehen Farbenempfindungen, welche im Allgemeinen

*) Brücke, Müller's Archiv, 1845, Poggendorff's Annalen, Bd. 65 u. 69. Donders, Müller's Archiv, 1853. Helmholtz, Poggendorff's Annalen, Bd. 94. Setschenow, Archiv f. Ophthalm. Bd. 5.

von den Empfindungen der einfachen Farben verschieden sind, und welche nur in seltenen Fällen die einfachen Farben, aus denen sie hervorgingen, unmittelbar erkennen lassen. So ist es z. B. leicht, in dem Purpurroth, welches aus der Zusammensetzung von Roth und Violett entsteht, sowohl Roth als Violett zu erkennen, aber es ist nicht möglich, aus dem Grau oder Weiss, welches durch Zusammensetzung von Roth, Violett oder Grün erhalten werden kann, irgend eine dieser Farbencomponenten herauszulesen. Der Gesichtssinn besitzt also nicht wie der Gehörssinn die Fähigkeit der unmittelbaren Zergliederung der Empfindung in ihre einfacheren Bestandtheile, sondern wir müssen, um zu erfahren, aus welchen Farbeneindrücken die Empfindung irgend einer zusammengesetzten Farbe hervorgegangen ist, entweder diese Farbe objectiv in ihre einfachen Bestandtheile zerlegen oder untersuchen, wie dieselbe aus einfachen Farben objectiv zusammengesetzt werden kann. Es muss somit die physikalische Analyse und Synthese der zusammengesetzten Farben der Untersuchung ihrer Empfindung zu Grunde gelegt werden. Wir haben nun oben gefunden, dass jede Mischfarbe mittelst des Prismas in einfache Spectralfarben zu zerlegen ist. Aus den verschiedenen Mischungsverhältnissen der Spectralfarben ist alles zusammengesetzte Licht hervorgegangen, das wir beobachten. Hieraus darf jedoch nicht geschlossen werden, dass wir, um durch Synthese alle zusammengesetzten Farben herstellen zu können, umgekehrt auch der sämmtlichen einfachen Farben des Spectrums bedürfen, sondern es ist klar, dass, sobald nur durch die Mischung zweier einfacher Farben eine Empfindung erzeugt werden kann, die einer durch eine andere einfache Farbe hervorzurufenden Empfindung vollkommen gleicht, wir auch nur einen Theil der Spectralfarben nöthig haben werden, um alle möglichen Farbenempfindungen hervorzubringen. Jene Voraussetzung zeigt sich aber in der That verwirklicht. Wir können z. B. dasselbe gesättigte Orange, das wir als Spectralfarbe kennen, auch erhalten durch Mischung von Roth und Gelb, wir können ein reines Blau darstellen durch Mischung von Blaugrün und Violett, u. s. w. Ebenso bedarf es, um die Empfindung Weiss hervorzurufen, keineswegs nothwendig der Zusammensetzung aller aus der prismatischen Zerlegung des weissen Lichts hervorgegangenen Spectralfarben, sondern man kann aus je zwei geeignet gewählten dieser Spectralfarben Weiss erzeugen. Farben, die auf diese Art gemischt Weiss geben, nennt man Ergänzungs- oder Complementärfarben. Unter den Spectralfarben sind complementär:

Roth und Grünblau,
Orange und Cyanblau,
Gelb und Indigblau,
Grüngelb und Violett.

Dabei müssen jedoch die Intensitäten beider Farben ein bestimmtes Verhältniss zu einander haben, wenn die Empfindung Weiss entstehen soll. Das nämliche gilt in Bezug auf die Uebergangsfarben, die man durch Zu-

sammensetzung zweier Spectralfarben erhalten kann. Die Spectralfarben besitzen demnach in Mischungen eine verschiedene färbende Kraft. Am wirksamsten ist Violett, am unwirksamsten Gelb, zwischen beiden liegen Indigblau, Roth und Cyanblau, Orange und Grün. Dies bedeutet also, dass man vom Violett relativ die kleinste, vom Gelb die grösste Quantität zu nehmen hat, um mit der entsprechenden Complementärfarbe Weiss hervorzubringen. Sobald die eine Farbe im Uebergewicht ist, so erhält man statt des Weiss einen weisslichen Ton der überwiegenden Farbe. Für die Resultate der Mischung solcher Farben, welche nicht complementär sind, lässt sich folgende Regel aufstellen. Wenn die zwei Farben einander näher stehen als Complementärfarben, so erzeugt die Mischung eine im Spectrum zwischen ihnen liegende Farbe, welche um so gesättigter ist, je näher sich die Farben, dagegen um so mehr mit Weiss gemischt, je weiter sie von einander entfernt sind; liegen aber die zwei Farben weiter von einander als Complementärfarben, so erhält man entweder Farben, die zwischen einer der Mischfarben und dem Ende des Spectrums liegen, oder man erhält, falls die Enden des Spectrums (Roth und Violett) selbst mit einander gemischt werden, Purpur. Durch Mischung von mehr als zwei einfachen Farben lässt sich keine Mischfarbe erhalten, die nicht auch durch Mischung von bloss zwei Farben dargestellt werden könnte. Ferner ist jede Mischfarbe mit Ausnahme des Weiss in seinen verschiedenen Intensitätsabstufungen und des Purpurs, das gleichsam die Reihe der Spectralfarben ergänzt, auch als Spectralfarbe vorhanden, es können niemals neue Farben durch die Mischung entstehen; nur haben im Allgemeinen die Mischfarben einen minder gesättigten, weisslicheren Farbenton als die entsprechenden einfachen Farben des Spectrums. Die einzige Ausnahme hiervon bilden diejenigen Spectralfarben, die einerseits zwischen Roth und Gelbgrün, anderseits zwischen Violett und Blaugrün gelegen sind, indem die aus solchen Spectralfarben hervorgehenden Mischungen dieselbe Sättigung wie die zwischenliegenden Spectralfarben besitzen. Man kann daher die Regel aufstellen: Die Empfindung, die durch beliebig gemischtes Licht erregt wird, kann immer auch hervorgebracht werden entweder durch eine Spectralfarbe oder durch Vermischung einer Spectralfarbe oder des aus spectralem Roth und Violett gemischten Purpurs mit einer gewissen Quantität weissen Lichtes. Da nun das weisse Licht selber sich aus zwei beliebigen Complementärfarben erhalten lässt, so ergibt sich hieraus weiterhin, dass jede Farbe aus höchstens drei einfachen Farben zusammengesetzt werden kann. Wählt man drei Farben, von denen zwei zusammen eine Mischfarbe geben, welche der dritten complementär ist, so lassen sich aus denselben drei Farben alle andern Farben und das gemischte Licht zusammensetzen. Man nennt diese drei Farben, auf welche somit alle Farbenempfindungen zurückgeführt werden können, die drei Grundfarben. Diejenigen einfachen Farben, aus welchen dies am vollkommensten geschehen kann, sind, wie Thomas Young zuerst gezeigt hat, Roth, Grün und Violett. Roth und Violett

sind die Endfarben des Spectrums, Grün liegt in der Mitte desselben, und es nimmt insofern eine ausgezeichnete Stellung ein, als alle Mischungen je zweier im Spectrum dies- oder jenseits des Grün (also von Roth bis Gelbgrün, von Violett bis Blaugrün) gelegener Spectralfarben wieder Farben von der Sättigung der Spectralfarben geben; sobald aber Grün selbst in die Mischung eingeht, tritt eine Sättigungsverminderung ein, d. h. die Mischfarbe verhält sich nun wie eine Spectralfarbe, der etwas weisses Licht beigemengt ist (J. J. Müller).

Indem wir hiernach Roth, Grün und Violett als Grundfarben oder Grundempfindungen betrachten, aus deren Combination alle Licht- und Farbenempfindungen entstehen können, lässt sich dies graphisch durch eine einem Dreieck sich nähernde Fläche R G V (Fig. 130) darstellen, deren

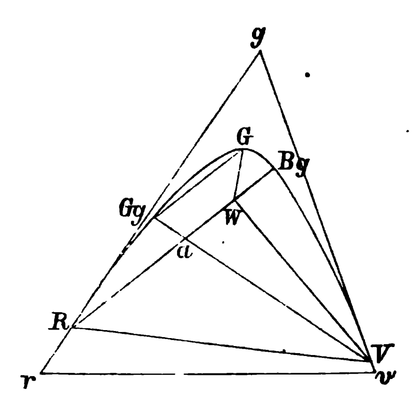


Fig. 130. Das Farbendreieck.

Eckpunkte durch die drei Grundfarben gebildet werden. Die Spectralfarben liegen dann an zwei gegenüberliegenden Seiten, während die dritte Seite, zwischen Roth und Violett, dem Purpur entspricht, innen liegen die gemischten Farbentöne und Weiss. Von jedem Punkt dieses Dreiecks gelangt man continuirlich durch successive Abstufungen der Farbe zu jedem beliebigen andern Punkte. Dieser Uebergang kann aber in allen nach zwei Dimensionen möglichen Richtungen stattfinden. Hieraus erhellt, dass, wie wir früher schon im Allgemeinen bemerkt haben (§. 591), das System der Farbenempfindungen jedenfalls nur in einer Fläche dargestellt werden kann. Das Farbendreieck erhält eine bestimmte Gestalt, wenn man mit Newton, der zuerst diese Construction ausführte, dem Weiss (W Fig. 130) eine solche Lage gibt, dass es in dem Durchschnittspunkt sämmtlicher Verbindungslinien je zweier Complementärfarben gelegen ist, und wenn man die Länge dieser Verbindungslinien so bestimmt, dass sich die Entfernungen des Punktes W von den Complementärfarben, z. B. R W und

Bg W, umgekehrt verhalten wie die Quantitäten, die von den betreffenden Complementärfarben erfordert werden, um Weiss zu erzeugen. Zugleich ist aber die nach diesem Princip construirte Farbenfläche kein vollständiges Dreieck, sondern dieselbe ist ausser zwischen R und V (Purpur), nur etwa von R bis Gg (Gelbgrün), sowie von V bis Bg (Blaugrün) von geraden Linien begrenzt, da nur hier die Mischung je zweier benachbarter Spectralfarben wieder einen spectralen Farbenton gibt, während gegen das Grün hin die Farbenfläche durch eine Curve geschlossen sein muss, weil alle Mischungen, in welche Grün eingeht, einen weisslichen Farbenton haben, somit auch die von Grün zu einer andern Spectralfarbe gezogenen Geraden (wie G Gg), auf welchen jene Mischfarben liegen, im Innern der Farbenfläche gelegen sein müssen. Hieraus ergibt sich, dass die ganze Farbenfläche etwa die in Fig. 130 durch die Curve R G V dargestellte Form hat (J. J. Müller).

Die so ausgeführte Construction der Farbentafel besitzt natürlich nur eine subjective Bedeutung, d. h. sie hat nur für unsere Farbenempfindungen, nicht für die objectiven Farben Gültigkeit. Das Weiss, welches durch die gleichzeitige Einwirkung aller Spectralfarben auf unsere Netzhaut entsteht, ist objectiv völlig verschieden von dem Weiss, das wir bloss aus zwei Complementärfarben zusammenmischen, aber subjectiv ist es für uns ununterscheidbar, der Vorgang, der durch beide Arten von Licht in unserer Netzhaut angeregt wird, ist identisch. Diese bloss subjective Natur der Grundfarben macht es auch erklärlich, dass die Mengenverhältnisse, in denen sie mit einander gemischt Weiss geben, ebenso wie die Empfindlichkeit für jede einzelne Farbe mannigfachen Schwankungen unterworfen sind. Solche Schwankungen treten nicht nur ein in Folge der in §. 123 näher zu betrachtenden Ermüdung für bestimmte Lichteindrücke, sondern auch in Folge dauernder Dispositionen des Sehorgans, welche nothwendig auf constante Unterschiede in den physiologischen Eigenschaften der Netzhaut bezogen werden müssen. Normale Verschiedenheiten dieser Art bestehen in jedem Auge zwischen dem gelben Fleck und den Seitentheilen der Netzhaut. Die letzteren lassen sich in drei concentrische Zonen getheilt denken, von denen auf der ersten, dem gelben Fleck nächstgelegenen, die Empfindlichkeit für Orange und Roth schwindet, während die übrigen Farben noch annähernd unverändert empfunden werden. In der zweiten Zone schwindet auch die Empfindlichkeit für Gelb und Grün, während die für Blau und Violett noch erhalten ist; in der dritten endlich nehmen auch diese letzteren ab, so dass in den äussersten Regionen der Netzhaut alle Farbeneindrücke farblos erscheinen. Aehnliche Zustände, wie sie auf den Seitentheilen jeder Netzhaut gefunden werden, können nun abnormer Weise auch in der centralen Region des Sehens vorkommen. Es entstehen dann die Erscheinungen der Farbenblindheit. Dieselbe ist entweder eine angeborene oder eine durch krankhafte Veränderungen der Netzhaut erworbene. Die angeborene Farbenblindheit besteht in der

Regel in Rothblindheit, sehr selten, wie es scheint, in einer Unempfindlichkeit für Grün oder Violett. Doch werden in vielen Fällen von Rothblindheit auch Grün und Violett schwächer empfunden. Zuweilen ist zugleich das Spectrum, namentlich gegen das rothe Ende hin, verkürzt. Die Erscheinung, in der sich alle diese Formen partieller Farbenblindheit verrathen, besteht in der Verwechslung von Roth und Grün. Die nähere Beschaffenheit der Farbenblindheit lässt sich nur mittelst der Prüfung durch das Spectrum erkennen, wo diejenigen Farben, für welche das Auge unempfindlich ist, weiss oder grau gesehen werden müssen. In sehr seltenen Fällen nur scheint eine absolute Unempfindlichkeit für alle Farben als angeborene Anomalie vorzukommen. Bei der krankhaft erworbenen Farbenblindheit ist dagegen nach Schön meistens die Empfindlichkeit für alle Farben gleichmässig herabgesetzt.

Die eigenthümlichen Beziehungen, die zwischen den Lichtempfindungen und den Lichteindrücken stattfinden, machen es wahrscheinlich, dass die Schwingungen des objectiven Lichtes innerhalb der Netzhaut in einen abweichenden Vorgang sich umsetzen, welcher erst die Empfindung erregt. Dieser Vorgang besteht, wie schon die lange Nachdauer der Lichtempfindung (§. 123) vermuthen lässt, höchst wahrscheinlich in einer photochemischen Wirkung. Bestätigt wird diese Auffassung durch die Veränderungen, welche die lebende Netzhaut in Folge der Lichtbestrahlung erfährt. Die im Dunkeln gehaltene Netzhaut ist durch einen eigenthümlichen, noch nicht näher gekannten Stoff, das Sehroth (Sehpurpur), dunkelroth gefärbt, welche Färbung im Lichte rasch bleicht (Boll). Auf der Netzhaut eines zuvor im Dunkeln gehaltenen Thieres lässt sich daher das Bild, ähnlich wie auf der photographischen Platte, fixiren (Kühne). Ueber die nähere Abhängigkeit der photochemischen Wirkungen von der Natur der objectiven Lichtreize lassen sich jedoch bis jetzt nur Hypothesen aufstellen. Die verbreitetste, von Thomas Young aufgestellte und von Helmholtz adoptirte Hypothese nimmt an, in der Netzhaut seien dreierlei Endorgane vorhanden, welche den drei Grundfarben entsprechen. Objectives Licht, mag es einfach oder zusammengesetzt sein, soll immer alle drei Endorgane gleichzeitig, nur in verschiedener Stärke erregen: so das Roth stark die rothempfindenden, schwach die beiden andern Endorgane; das Gelb mässig stark die roth- und grünempfindenden, schwach die violetten; das Grün stark die grünempfindenden, schwach die andern; das Blau mässig die grün- und violettempfindenden, schwach die rothen; das Violett stark die violettempfindenden, schwach die beiden andern; endlich Weiss und weissliche Farben alle drei in ziemlich gleicher Stärke. Da jedoch diese Hypothese nicht begreiflich macht, wie drei nebeneinander bestehende Farbenempfindungen zu Weiss verschmelzen sollen, so erscheint es einfacher, vorläufig nur vorauszusetzen, die photochemische Wirkung des Lichtes sei auf alle Elemente der Netzhaut im wesentlichen eine übereinstimmende, und dieselbe ändere sich allmälig mit der Schwingungsdauer, so aber dass den beiden

Enden des Spectrums ähnliche photochemische Wirkungen entsprechen (Violett und Roth), und daher die grössten Unterschiede der photochemischen Wirkung und folgeweise auch der Empfindung bestimmten kleineren Intervallen der Schwingungsdauer entsprechen (Complementärfarben). Die farblose Empfindung würde dann stets aus dem Nebeneinanderbestehen entgegengesetzter photochemischer Wirkungen in der nämlichen Substanz hervorgehen.

Zwischen den Resultaten der Analyse und der Synthese des Lichtes besteht auf den ersten Anschein ein Widerspruch, indem die Zerlegung des gewöhnlichen weissen Lichtes mit Hülfe des Prismas die ganze Reihe der Spectralfarben nebst ihren vielen Uebergangstönen ergibt, während aus bloss zweien dieser Farben weisses Licht und aus dreien nebst dem weissen Licht jede mögliche andere Farbe sich darstellen lässt. Dieser scheinbare Widerspruch verschwindet aber, wenn man bedenkt, dass die drei Grundfarben lediglich eine subjective Bedeutung haben, was zugleich darauf hinweist, dass der Vorgang in unserer Netzhaut nicht nur wesentlich verschieden ist von dem objectiven Lichtreiz, sondern sich auch mit der Veränderung des letztern keineswegs stetig verändert. Als Grundfarben galten früher sehr allgemein und gelten bei den Malern noch heute Roth, Gelb und Blau. Aus diesen lässt sich jedoch Weiss gar nicht zusammensetzen, und die Meinung, dass aus denselben die übrigen Farben zusammengesetzt werden könnten, entstand nur desshalb, weil man früher zu den Farbenmischungsversuchen die Mischung pulveriger oder flüssiger Pigmente anwandte. Hiebei bekommt man aber, wie Helmholtz bemerkt hat, eben so wenig ein aus der Farbe der Pigmente gemischtes Licht, als man beim Durchsehen durch zwei verschiedenfarbige Glasplatten das aus der Farbe beider Platten gemischte Licht sieht. Es geschieht hier statt einer Summation vielmehr eine Subtraction der beiden Farben. Ist z. B. die erste Glasplatte blau, die zweite gelb, so lassen sie zusammen dasjenige Licht durch, welches sie beide ziemlich gleich wenig absorbiren, d. h. grünes Licht. So kommt es, dass bei der Mischung der Pigmente aus Blau und Gelb Grün entsteht, niemals aber bei der Mischung der Farben selber. Richtige Resultate kann man von der Farbenmischung nur erhalten, wenn man entweder unmittelbar die Aetherwellen mischt, oder wenn man die Empfindungseindrücke mischt. Ersteres lässt sich bewerkstelligen, indem man verschiedene Spectra oder verschiedene Theile desselben Spectrums zum Decken bringt. Am einfachsten geschieht dies dadurch, dass man einen V-förmigen Spalt in einem dunkeln Schirm durch ein Prisma mit senkrecht stehender brechender Kante betrachtet. Noch leichter kann man Aetherwellen mischen, wenn man durch eine schräg gehaltene Glastafel nach einem farbigen Object blickt und gleichzeitig durch dieselbe Glastafel reflectirtes Licht von einem andersfarbigen Object in das Auge des Beobachters fallen lässt. Zur Mischung der Farbeneindrücke dient der Farbenkreisel. Es ist dies eine in schnelle Rotation versetzte Scheibe, auf welcher verschiedenfarbige Sectoren angebracht sind. Bei hinreichend schneller Rotation verschmelzen die Eindrücke auf der Netzhaut zur Empfindung der Mischfarbe. Man kann hierbei die Quantitäten farbigen Lichtes, die man mischen will, abstufen, indem man die Grösse der einzelnen farbigen Sectoren verändert. Selbst bei normalem Sehorgan ergeben sich bei diesen Versuchen individuelle Differenzen in Bezug auf die Quantitäten bestimmter

Mischfarben, welche weisses Licht geben. Man hat vermuthet, dass solche Unterschiede von der verschiedenen Pigmentirung des gelben Flecks herrühren. Auf die Existenz der drei Grundfarben gründet sich die Darstellung der Farben im Farbendreieck, welche zuerst von Newton benützt wurde, um nach den Regeln der Schwerpunktsconstruction die aus einer gegebenen Farbencombination hervorgehende Mischfarbe zu finden. Zu diesem Zweck müssen die Distanzen der auf den Seiten des Dreiecks verzeichneten einfachen Farben von dem Punkte W (Fig. 130) so gewählt werden, dass $\rho : \beta = Bg\,W : RW$ oder $\rho \,.\, RW = \beta \,.\, BgW$, wenn ρ und β die Mengen der complementären Farben Roth und Blaugrün bedeuten, die mit einander Weiss geben; die Farbenmengen ρ und β denkt man sich demnach wie Gewichte, die an den Hebelarmen R W und Bg W im Gleichgewicht stehen, oder als deren gemeinsamer Schwerpunkt W zu betrachten ist. Jeder andere Punkt des Dreiecksinhaltes ausserhalb W, z. B. a, entspricht einer weisslichen Mischfarbe, welche man durch Mischung der zwei einander gegenüberliegenden Complementärfarben in den Verhältnissen R a : Bg a (Blaugrün : Roth) oder V a : Gg a (Grüngelb : Violett) u. s. w. erhalten kann. Natürlich ist nun die nähere Gestalt des Farbendreiecks von der Sättigung abhängig, welche man für die einzelnen auf seinen Begrenzungslinien verzeichneten einfachen Farben voraussetzt. Wählt man als solche die Sättigung der Spectralfarben, so erhält man, wie oben entwickelt wurde, kein vollständiges Dreieck, sondern eine Figur, welche gegen Grün hin durch eine Curve begrenzt ist. Ausser in einem Dreieck hat Newton das System der Farben auch in einem Kreis (Fig. 131) dargestellt, um die Thatsache auszudrücken, dass die Endfarben des Spectrums, Roth und Violett, wieder einander ähnlich sind. Berücksichtigt man neben dem Farbenton noch die Lichtstärke, so kann man, wie es zuerst Lambert gethan hat, auf diesen Farbenkreis eine Farbenpyramide aufbauen, an der von der Basis nach der Spitze allmälig die dunkleren Farbentöne sich folgen. In einem mittleren Durchschnitt dieser Pyramide erhält man am Rand Rothbraun (Mischung aus dunklem Roth und Purpur), Braun (dunkles Gelb), Olivengrün und Graublau, in der Mitte Grau; die Spitze entspricht dem Schwarz (der geringsten Intensität des weissen Lichtes). Zur Construction der Mischfarben lässt sich natürlich der Farbenkreis nicht verwenden, da nur der an Grün grenzende Theil derjenigen Curve, welche das wirkliche System der Farbenempfindungen darstellt, dem Stück eines Kreises nahe kommt.

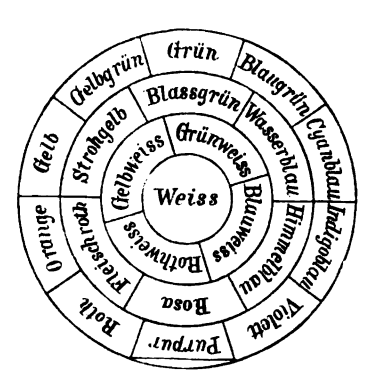


Fig. 131. Der Farbenkreis.

Von den Grundfarben, als denjenigen Farben, durch deren Mischung alle möglichen Licht- und Farbenempfindungen hervorgebracht werden können, sind diejenigen Farben wohl zu unterscheiden, welche in der Empfindung selbst die ausgeprägteste Eigenthümlichkeit besitzen. Es sind dies die schon von Leonardo da Vinci hervorgehobenen Haupt- oder Principalfarben: Roth, Gelb, Grün,

Blau, neben denen schon in der sprachlichen Bezeichnung die andern, wie Orange, Violett u. s. w., die blosse Rolle von Uebergangsfarben spielen. Während die Grundfarben eine lediglich physiologische, so haben diese Hauptfarben eine bloss psychologische Bedeutung. In dieser Beziehung können ihnen füglich Weiss und Schwarz, die Gegensätze der farblosen Lichtempfindung, beigezählt werden, da dieselben für unsere Empfindung ebenso einfache Qualitäten darstellen, wie irgend eine Farbe. Auf die physiologische Bedeutung der Grundfarben weisen nun auch die Erscheinungen sowohl der normalen Farbenblindheit auf den Seitentheilen der Netzhaut wie der abnormen in der Mitte des Sehfeldes hin. Die erstere ist von Purkinje entdeckt und dann in neuerer Zeit von Schelske, Rählmann, Woinow, Klug, namentlich auch in Bezug auf Spectralfarben, näher untersucht worden. Einzelne Verschiedenheiten in den Ergebnissen dieser Beobachter mögen zum Theil auf individuelle Unterschiede hinweisen. Die angeborene abnorme Farbenblindheit (oder der Daltonismus, so genannt nach dem damit behafteten Chemiker Dalton) hat sich in den meisten näher untersuchten Fällen als mehr oder weniger hochgradige Rothblindheit erwiesen. Diese scheint aber häufig zugleich mit einer Abnahme der Empfindlichkeit einerseits für die mit dem Roth subjectiv verwandteste Spectralfarbe, das Violett, anderseits für die zu dem Roth complementäre Farbe, das Grün, verbunden zu sein, daher von dem Farbenblinden in dem Spectrum Gelb und Blau am intensivsten gesehen werden. Sehr selten scheint die Unempfindlichkeit für Grün oder Violett zu überwiegen; letzteres ist bei der künstlichen Farbenblindheit, die nach Santoningenuss vorübergehend auftritt, der Fall, wesshalb im Santoninrausch das weisse Licht gelb (complementär zu violett) erscheint. Offenbar bedürfen alle diese pathologischen Erscheinungen noch einer genaueren Erforschung, ehe aus ihnen, wie es geschehen ist, Schlüsse über den physiologischen Vorgang der Farbenempfindung gezogen werden können.

In dem von Boll entdeckten Sehroth (Sehpurpur) ist zum ersten Mal eine durch Licht sehr veränderliche Substanz in der Netzhaut aufgefunden und dadurch die Annahme einer photochemischen Wirkung des Lichtes beim Sehen wesentlich unterstützt worden. Das Sehroth befindet sich in den Aussengliedern der Stäbchen, und für die Erhaltung und Regeneration desselben scheint das Retinaepithel von wesentlicher Bedeutung zu sein. In reinem Zustand ist es noch nicht dargestellt, doch kann es nach Kühne durch Galle aus der Netzhaut extrahirt werden. Eintrocknen hebt die Umwandlungsfähigkeit auf; die von Kühne am lebenden Auge erhaltenen Optogramme konnten daher durch Eintrocknen der herausgenommenen Netzhaut conservirt werden. Ein farbiges Licht bleicht das Sehroth langsamer als weisses, und zwar wirken mit abnehmender Geschwindigkeit: Grün, Blau, Violett, Gelb, Roth, so dass also das der eigenen Farbe des Sehroths entsprechende Licht dasselbe auch am langsamsten bleicht. Beim Frosch fand Boll einzelne grüne Stäbchen, welche in der That dem grünen Licht am längsten zu widerstehen schienen. Was vorläufig einer weiteren Verwerthung des Sehroths für die Theorie der Lichtempfindung im Wege steht, sind vor allem die Erfahrungen über dessen Verbreitung. Erstens nämlich führt die für Farben empfindlichste Stelle, der gelbe Fleck, kein Sehroth, da dasselbe nur in den Stäbchen, nicht aber in den Zapfen vorkommt; und zweitens fehlt dasselbe in der Netzhaut gewisser Thiere, nämlich der meisten

Vögel, gänzlich; ausgenommen sind nur die Nachtraubvögel und einzelne Tagraubvögel, bei denen es sich findet. Bedeutungsvoll ist es aber vielleicht, dass gerade in den Zapfen der Retina derjenigen Vögel, denen das Sehroth fehlt, rothe und gelbe Pigmentkugeln vorkommen, deren Beziehung zum Sehact freilich bis jetzt noch ebenso dunkel ist wie diejenige des Sehroths.

Hiernach sind die Hypothesen über den Vorgang der Licht- und Farbenempfindung bis jetzt genöthigt, lediglich von den Empfindungen und ihrem Verhältniss zu den objectiven Lichtreizen auszugehen und von hier aus auf die Vorgänge in der Retina zurückzuschliessen. Je nachdem man nun entweder vorwiegend die Thatsachen der Farbenmischung berücksichtigt oder die subjectiven Unterschiede der Empfindung zur Geltung bringt oder endlich diesen beiden Momenten gerecht zu werden sucht, lassen sich drei provisorische Hypothesen entwickeln. 1) Die Young-Helmholtz'sche Hypothese nimmt ausschliesslich auf die Erscheinungen der Farbenmischung Rücksicht. Da die Empfindungen der Spectralfarben je nach den Zuständen der Netzhaut wechseln, indem z. B. das spectrale Roth gesättigter erscheint als gewöhnlich, wenn die Netzhaut zuvor durch grünes Licht ermüdet worden ist, so hat Helmholtz die Hypothese Young's dahin modificirt, dass er annimmt, auch bei der Erregung durch eine der drei spectralen Grundfarben würden alle drei Endorgane erregt. Dem lässt sich in der Construction des Farbendreiecks (Fig. 130) dadurch Ausdruck geben, dass man den drei Grundempfindungen ausserhalb der Farbenfläche RGV, welche das System der durch objectives Licht enstehenden Empfindungen darstellt, also etwa bei r, g und v ihre Stelle anweist. Eine ausserhalb der Curve RGV stattfindende Empfindung kann nun nur dann zu Stande kommen, wenn die Reizempfindlichkeit irgend eines der Endorgane vermindert ist. 2) Von dem Gesichtspunkt ausgehend, dass die Young-Helmholtz'sche Hypothese, abgesehen davon, dass sie sich durch die Annahme von den dreierlei Endorganen in anatomische Schwierigkeiten verwickelt, über das subjective Verhalten der Empfindungen und namentlich über die Entstehung der farblosen Lichtempfindungen keine Rechenschaft gibt, hat Hering die subjectiven Eigenschaften der Empfindung zur Grundlage einer Hypothese genommen. Er geht bei derselben nicht von dem Mischungsgesetz und den Grundfarben sondern von den oben bezeichneten Haupt- oder Principalfarben aus, denen er noch die farblosen Empfindungen hinzufügt. Hering setzt nun voraus, dass einerseits die schwarz-weissen Empfindungen, anderseits je zwei complementäre Hauptfarben (Roth und Grün, Gelb und Blau) mit den durch ihre Mischung entstehenden Nuancen zusammengehörige Reihen bilden. Demgemäss postulirt H. in der Netzhaut dreierlei Substanzen, eine schwarz-weisse, eine roth-grüne und eine gelbblaue, von denen die erstere in grösster Menge vorhanden sei und auch bei farbigen Lichteindrücken immer gleichzeitig mit den andern Substanzen gereizt werde. In jeder Substanz können zwei entgegengesetzte chemische Processe verlaufen, ein Dissimilirungs- und ein Assimilirungsvorgang. In der schwarz-weissen Substanz entspricht der Dissimilirung das Weiss, der Assimilirung das Schwarz. Bei den zwei andern Substanzen lässt H. unbestimmt, welche der contrastirenden Empfindungen dem einen, und welche dem andern Vorgang entspricht. Stehen beide Vorgänge im Gleichgewicht, so kommt nur die nebenbei bestehende Reizung der farblosen Substanz zur Geltung. Offenbar besteht das Wesen dieser Theorie darin, dass sie die subjectiven Empfindungen

in der Netzhaut substantialisirt. Ihre Schwäche liegt darin, dass sie, um zugleich mit dem Mischungsgesetz in Einklang zu bleiben, etwas analog setzt, was weder subjectiv noch objectiv analog ist, nämlich die Reihe der roth-grünen und der gelb-blauen mit der Reihe der schwarz-weissen Empfindungen. Grau steht auch für unsere Empfindung in der Mitte zwischen Weiss und Schwarz; Roth, Weiss und Grün dagegen sind drei völlig verschiedene Empfindungen, nur daraus, dass Roth und Grün mit einander gemischt Weiss geben, wird geschlossen, dass beide differenten Processen an einer und derselben Substanz entsprechen. Mit demselben Recht könnten wir aber schliessen, dass Violett und Roth, Roth und Orange, Orange und Gelb u. s. w., weil sie verwandte Empfindungen sind, aus ähnlichen Processen an einer und derselben Substanz hervorgehen. 3) Mit der zuletzt angedeuteten Voraussetzung kommen wir zu derjenigen Hypothese, welche oben schon als diejenige bezeichnet worden ist, die vorläufig sich den Erfahrungen am nächsten anschliesst, indem sie einfach annimmt, die photochemischen Processe in der Netzhaut änderten sich stetig mit der objectiven Lichtbeschaffenheit, so etwa, dass die Wirkungen der kürzesten Wellen denjenigen der längsten wieder ähnlich werden. Daraus ergibt sich nun von selbst, dass es gewisse zwischen diesen Grenzen gelegene Unterschiede der Schwingungsdauer gibt, bei denen die Unterschiede der Empfindung am deutlichsten hervortreten (die Hauptfarben), und es wird ferner erklärlich, dass bei bestimmten Unterschieden der Schwingungsdauer photochemische Effecte hervortreten, welche der Wirkung des gemischten Lichtes gleich sind (die Ergänzungsfarben). Was schliesslich noch sowohl gegen die Young-Helmholtz'sche wie gegen die Hering'sche Hypothese ins Gewicht fällt, ist dies, dass beide Ausläufer der Lehre von der specifischen Energie der Nervensubstanz sind, einer Lehre, welche überall ihre Erklärungen nur dadurch zu Stande bringt, dass sie die Verschiedenheit der Processe einfach auf eine unbekannte specifische Verschiedenheit der Stoffe zurückführt.

Zu Gunsten der Hypothese specifisch verschiedener Endorgane der Netzhaut hat man mehrfach auch die Stäbchen und Zapfen einer Prüfung auf etwaige Unterschiede unterzogen. Dass sich dem Sehpurpur in dieser Beziehung keine specifische Bedeutung beilegen lässt, haben wir schon gesehen. Aehnlich verhält es sich mit den Pigmentkugeln der Vogelretina, welche durchweg roth und gelb sind, also, da sie zwei nahe an einander liegenden Farben entsprechen, kein zureichendes System von Grundfarben ergeben würden. Dagegen ist von W. Zenker auf die durch M. Schultze's Untersuchungen aufgedeckte Plättchenstructur der Aussenglieder hingewiesen worden. Es ist bekannt, dass bei der Brechung und Reflexion des Lichts durch dünne Plättchen in Folge der Interferenz der gebrochenen und reflectirten Strahlen Farben entstehen, deren Beschaffenheit von der Dicke der Plättchen abhängt, indem diejenigen Lichtwellen, die um $\frac{1}{2}$, $1\frac{1}{2}$, $2\frac{1}{2}$ u. s. w. Wellenlängen verschieden sind, sich schwächen, solche aber, die um 1, 2, 3 u. s. w. Wellenlängen differiren, sich verstärken. Der erste Fall tritt aber dann ein, wenn die Dicke der Plättchen gleich einem geraden Vielfachen einer Viertelswellenlänge ist, der zweite Fall, wenn sie einem ungeraden Vielfachen gleichkommt. Wir könnten uns nun farbenpercipirende Organe dadurch hergestellt denken, dass jedes Endorgan durch Plättchen von einer bestimmten Dicke nur Licht von einer bestimmten Wellenlänge verstärkte. Aber weder lassen sich derartige Unterschiede in der Dicke der Plättchen nachweisen, noch sprechen die sonstigen Befunde, z. B. die viel geringere Ent-

wicklung der Aussenglieder an den Zapfen, für eine derartige Function. Zudem scheinen die Plättchen in der lebenden Netzhaut durch eine Kittsubstanz vom nämlichen Brechungsindex verbunden zu sein, so dass die ganze Grundlage der Hypothese zweifelhaft wird. Es hat daher die auf S. 645 erwähnte Annahme Brücke's, dass die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen katoptrische Apparate sind, jedenfalls die grössere Wahrscheinlichkeit für sich *).

§. 122. Intensität der Licht- und Farbenempfindung.

Die Lichtempfindungen des Auges folgen in Bezug auf ihre Intensität dem psychophysischen Gesetze. Innerhalb gewisser Grenzen der Lichtstärke bildet also diejenige Differenz derselben, welche gerade noch unterschieden werden kann, nahehin denselben Bruchtheil der ganzen Lichtstärke. Nach Fechner ist dieser constante Bruchtheil ungefähr $^1/_{100}$, in den Messungen Anderer wechselt er etwa zwischen $^1/_{50}$ und $^1/_{180}$. Man kann die annähernde Gültigkeit des psychophysischen Gesetzes für die Lichtempfindungen nachweisen, wenn man im verdunkelten Zimmer eine weisse Tafel W (Fig. 132) mit zwei gleichen Kerzenflammen a und b beleuchtet und einen Stab s davor aufstellt, der nun zwei Schatten (α und β) auf der Tafel entwirft. Der Schatten α wird von dem Licht b, der Schatten β von dem Licht a erleuchtet. Rückt man das Licht b in grössere Entfernung, so wird der Schatten α dunkler. Man kann jetzt leicht diejenige Distanz von a und b auffinden, wo diese Verdunkelung eben anfängt merklich zu werden. Da aber die Beleuchtungsstärken sich umgekehrt wie die Quadrate der Entfernungen der Lichter von der Wand verhalten, so ergibt sich hieraus unmittelbar diejenige Differenz der Beleuchtungsstärken, die eben für die Empfindung merklich wird. Das so aufgefundene Gesetz für die Abhängigkeit der Empfindungsstärke von der Lichtstärke verliert jedoch seine Gültigkeit bei sehr schwachen und bei sehr starken Lichtintensitäten, abgesehen von kleineren Abweichungen, die noch in die Grenzen mässiger Reize hineinreichen. Die Empfindlichkeit für Lichtunterschiede hat nämlich ihr Maximum bei einer gewissen mittleren Helligkeit, welche etwas

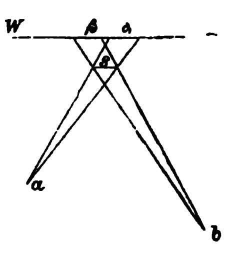


Fig. 132. Versuch zur Nachweisung der Empfindlichkeit für Lichtunterschiede.

*) Th. Young, lectures on natural philosophy, 1807. Helmholtz, physiologische Optik. Maxwell, phil. mag. vol. XIV, XXI. J. J. Müller, Archiv für Ophthalmol. Bd. 15. Schelske, ebend. Bd. 9. Wundt, Grundzüge der physiol. Psychologie. Hering, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 66 u. 69. Ueber Farbenblindheit handeln: Leber, Woinow, Schirmer, Rählmann, Klug Arch. f. Ophth. Bd. 15 bis 21, Schön, klin. Monatsblätter f. Augenheilkunde, 1873, Stilling, ebend. 1875—76, Leber, in Gräfe und Sämisch, Handbuch der Augenheilkunde Bd. 5, 2. Thl.

geringer ist als die des diffusen Tageslichtes, und sie sinkt sodann sowohl bei Abnahme wie bei Zunahme der absoluten Helligkeit. Für das Aufhören der Gültigkeit des Gesetzes an der oberen Grenze haben wir früher schon den vermuthlichen Grund angeführt (§. 107). Was die Abweichungen an der unteren Grenze betrifft, so sind dieselben wahrscheinlich dadurch bedingt, dass in dem Auge fortwährend unabhängig von den augenblicklich gerade stattfindenden Lichteindrücken eine schwache Lichtempfindung theils als Nachwirkung vorausgegangener Eindrücke, theils in Folge einer fortwährend, auch im Dunkeln, geschehenden geringgradigen Netzhautreizung existirt (§. 120). Beim Aufenthalt im gänzlich verfinsterten Raume verschwindet die Nachwirkung vorangegangener Lichteindrücke in sehr kurzer Zeit, während die von solchen unabhängige Netzhauterregung nicht nur erhalten bleibt sondern sogar, wie es scheint, durch eine bei Lichtabschluss erfolgende positive Modification der Erregbarkeit etwas zunimmt. Dieses Eigenlicht der Netzhaut bildet nun bei sehr geringen Lichtstärken einen grösseren Bruchtheil der gesammten Lichtintensität; da derselbe aber bei der Messung des Reizes nicht mit in Rechnung gezogen werden kann, so wird man offenbar erst von solchen Lichtstärken an, gegen welche das Eigenlicht verschwindet, eine Uebereinstimmung mit dem psychophysischen Gesetze erwarten dürfen.

Um das psychophysische Gesetz im Gebiet der Lichtempfindungen nachzuweisen, kann man statt der oben angegebenen, von Bouguer und Volkmann befolgten photometrischen Methode nach Masson auch weisse rotirende Scheiben anwenden, an denen ein kleines Segment der Peripherie geschwärzt ist. Man sucht, wie gross dieses Segment gemacht werden muss, damit der bei rascher Rotation zu sehende graue Ring eben merklich wird. Aus dem Verhältniss der hierzu erforderlichen Grösse des Segments zur Grösse der ganzen Kreisperipherie ergibt sich unmittelbar der eben merkliche Unterschied, und die annähernde Constanz dieses Verhältnisses bei verschiedener Intensität der äussern Beleuchtung bestätigt das psychophysische Gesetz. Ebenso lässt sich das letztere nach Fechner aus den Beobachtungen über die Sterngrössen entnehmen. Die Grössenklassen der Sterne sind nach der Intensität des Lichteindrucks auf das Auge bestimmt worden. Vergleicht man die hierbei erhaltenen Resultate mit den objectiv photometrisch angestellten Messungen der Lichtintensität der Sterne, so ergibt sich wieder das psychophysische Gesetz. Endlich wird das letztere gerade im Gebiet der Lichtempfindungen im Allgemeinen schon durch die tägliche Erfahrung bestätigt. Wenn auf den Schatten, welchen eine Lampe wirft, plötzlich die Sonne zu scheinen anfängt, so verschwindet derselbe. Hier ist der absolute Lichtunterschied zwischen dem beschatteten und nichtbeschatteten Feld in beiden Fällen gleich, denn das Sonnenlicht addirt sich gleichmässig zu der schwächeren und zu der stärkeren Beleuchtung, d. h. ein gleicher absoluter Unterschied der Lichtintensität ist bei schwächerer Beleuchtung merklich, während er bei stärkerer Beleuchtung unmerklich wird. Ferner ist es bekannt, dass im Mondschein der Unterschied zwischen Licht und Schatten viel greller erscheint, als im Sonnenschein, ein Umstand, den die Maler zur Kennzeichnung der Mondscheinlandschaften benützen.

Auf die Abweichungen vom psychophysischen Gesetze bei sehr intensiven und sehr schwachen Lichtempfindungen hat schon Fechner hingewiesen, und es ist dann von Helmholtz und Aubert gezeigt worden, dass diese Abweichungen noch etwas grösser sind, als man ursprünglich geglaubt hatte. In Aubert's Versuchen sank die Unterschiedsconstante bei beträchtlich verminderter Beleuchtungsintensität auf $^1/_{17}$ ihrer Grösse. Dies ist sichtlich dadurch bedingt, dass das Eigenlicht der Netzhaut bei der Verdunkelung sehr beträchtlich abnimmt, indem ein grosser Theil desselben Nachwirkung vorangegangener Lichterregung zu sein scheint. Mit der Abnahme des Eigenlichtes muss dann zugleich die Reizschwelle sinken. Dieses Sinken geschieht nach den Beobachtungen von Aubert anfangs rasch und dann langsamer. A. mass dasselbe, indem er die Längenänderungen bestimmte, welche einem durch eine constante Kette erwärmten Platindraht gegeben werden mussten, um im gänzlich verfinsterten Raum ein eben merkliches Leuchten desselben wahrzunehmen. Da mit der Verlängerung des Drahtes die Stromintensität und mit dieser die erwärmende Wirkung abnahm, so konnten hieraus die Veränderungen der Empfindlichkeit ermessen werden. A. fand auf diese Weise, dass nach $^1/_4$ Sec. Aufenthalt im Dunkeln die Empfindlichkeit etwa um das 18fache zugenommen hatte, worauf sie im Verlauf einer Stunde langsamer wuchs, um am Ende derselben etwa das 35fache ihrer ursprünglichen Grösse zu erreichen. Vermuthlich wirkte bei dem ersten raschen Ansteigen der Empfindlichkeit neben dem schnellen Abklingen der Nachwirkungen vorangegangener Erregungen auch die Adaptation der Pupille (§. 115) mit. Aubert leugnet zwar die hier behauptete Abnahme des Eigenlichts der Netzhaut, da er noch nach stundenlangem Aufenthalt im Finstern den Lichtstaub des Gesichtsfeldes entweder anscheinend ungeschwächt oder sogar erhöht fand. Hiergegen ist jedoch zu bemerken, dass die Versuche über die beim Aufenthalt im Dunkeln eintretenden Veränderungen der Reizschwelle nicht unmittelbar auf die Beobachtungen über die Unterschiedsempfindlichkeit bei schwacher Beleuchtung übertragen werden dürfen. Es kann sehr wohl bei der Verdunkelung zunächst eine Abnahme des Eigenlichts in Folge einer Schwächung der Nachwirkungen vorausgegangener Netzhauterregungen und dann unabhängig hiervon bei längerem Aufenthalt im Finstern eine Erregbarkeitserhöhung sich einstellen. In der That machen es die Beobachtungen wahrscheinlich, dass beide Phänomene neben einander hergehen, und dass bei schwacher Verdunkelung zunächst die Abnahme des Eigenlichts durch Abnahme der Nachwirkungen, bei starker Verdunkelung dann aber wieder die Zunahme desselben in Folge der Erregbarkeitserhöhung zum Ueberwiegen kommt.

Bei schwachen Lichteindrücken ist, wie Förster und Aubert gefunden haben, die Intensität der Empfindung ausser von der absoluten Helligkeit auch von der Grösse der beleuchteten Netzhautstelle abhängig, indem zwei Objecte von verschiedener Helligkeit, deren Lichtstärke bei einem gewissen Gesichtswinkel eben noch unterschieden werden kann, bei einem kleineren Gesichtswinkel gleich hell aussehen. Wahrscheinlich ist diese Erscheinung durch die sphärische Abweichung des Auges bedingt, vermöge deren jeder Bildpunkt von einem lichtschwächeren Zerstreuungskreise umgeben ist, der für das ganze Object mit abnehmendem Gesichtswinkel relativ grösser wird*).

*) Fechner, Elemente der Psychophysik, Bd. 1. Aubert, Physiologie der Netzhaut, 1864, und Grundzüge der physiolog. Optik, 1876.

Wenn unser Auge verschiedenfarbiges Licht vergleicht, so ist die relative Intensität der Empfindungen nicht bloss von der Intensität, sondern auch von der Qualität der Farbeneindrücke abhängig, indem die Empfindlichkeit für Strahlen mittlerer Brechbarkeit (Grün und Gelb) am grössten ist und gegen das rothe Ende des Spectrums rascher als gegen das violette abnimmt. Diese Abhängigkeit der Intensität der Lichtempfindung von der Lichtqualität oder Schwingungsdauer des Aethers ist aber zugleich eine Function der Lichtstärke oder Schwingungsamplitude: die brechbarsten Strahlen erscheinen nämlich bei schwacher Beleuchtung relativ heller als die minder brechbaren, während umgekehrt diese bei starker Beleuchtung heller als die brechbareren erscheinen. In grellem Tageslichte sind z. B. blaue Farben matt im Vergleich mit rothen, in der Abenddämmerung dagegen werden blaue Gegenstände noch deutlich in ihrer Farbe wahrgenommen, indess rothe schon schwarz aussehen. Hieraus ergibt sich, dass die Intensität der Empfindung mit der Zunahme der objectiven Lichtintensität nach einem verschiedenen Gesetze wächst, indem die Lichtempfindung mit Zunahme der Lichtstärke bei den brechbareren Strahlen anfangs schneller und später langsamer zunimmt als bei den minder brechbaren.

Eine genauere Intensitätsvergleichung verschiedenfarbigen Lichtes hat Vierordt zu gewinnen gesucht, indem er auf die einzelnen Farben des durch einen Spectralapparat entworfenen Spectrums weisses Licht leitete, welches in seiner Stärke abgestuft werden konnte. Indem er nun von der Voraussetzung ausging, dass einer Farbe um so mehr Weiss zugefügt werden muss, um eine merkliche Aenderung ihrer Sättigung zu erzielen, je intensiver sie ist, gewann er, wenn Gelb, als die hellste Farbe, = 1000 gesetzt wurde, bei Sonnenlicht (S) und diffusem Tageslicht (D T) für die übrigen Farben die folgenden relativen Intensitätswerthe:

	S	D T		S	D T
Roth	22	9	Grün	370	355
Orange	128	725	Blau	8	17

Beobachtungen bei Gaslicht und Petroleum, wie sie V. noch ausführte, lassen sich nicht verwerthen, weil diese Lichtquellen selbst etwas gefärbt sind.

Von der Intensitätsvergleichung verschiedener Farben ist die Unterschiedsempfindlichkeit für die Lichtintensitäten einer und derselben Farbe zu unterscheiden. Nach den Versuchen von Dobrowolsky nimmt dieselbe bedeutend zu mit der Brechbarkeit der Farben, indem sie für Roth $\frac{1}{14}$, Gelb $\frac{1}{46}$, Grün $\frac{1}{59}$, Blau $\frac{1}{132}$, Violett $\frac{1}{268}$ ist und erst gegen das Ultraviolett sehr rasch wieder abnimmt. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Weiss fand D. $= \frac{1}{166}$, so dass bei den meisten Farbentönen eine geringere Unterschiedsempfindlichkeit als bei weissem Licht zu existiren scheint. Wesentlich abweichend hiervon sind aber die älteren Resultate Lamansky's, nach denen die grösste Unterschiedsempfindlichkeit im Gelb und Grün $\left(\frac{1}{286}\right)$, dann im Blau $\left(\frac{1}{212}\right)$, eine

geringere im Violett $\left(\frac{1}{106}\right)$ und die geringste im Orange und Roth $\left(\frac{1}{78} - \frac{1}{70}\right)$ bestehen soll. Vielleicht beruhen diese Abweichungen zum Theil darauf, dass die Unterschiedsempfindlichkeit mit der Lichtintensität bei Farbeneindrücken in ähnlicher Weise veränderlich ist wie bei weissem Lichte, indem sie zuerst bis zu einer gewissen mittleren Lichtintensität zu- und dann wieder abnimmt. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass sowohl der Punkt der grössten Empfindlichkeit wie das Gesetz der Veränderung der letzteren für verschiedene Farben abweicht.

Als ein drittes Moment kommt endlich die Unterschiedsempfindlichkeit für Farbentöne und Farbennüancen, also z. B. für die allmäligen Uebergänge von Roth zu Orange, von Orange zu Gelb oder des gesättigten in ein weissliches Roth u. dgl. in Betracht. Für Farbentöne ist nach den von Mandelstamm und Dobrowolsky am Sonnenspectrum angestellten Beobachtungen die Unterschiedsempfindlichkeit am grössten im Gelb und nimmt von da nach beiden Seiten hin ab, erfährt aber dabei im Blau eine vorübergehende Zunahme. Nach Dobrowolsky sind nämlich die Werthe der Unterschiedsempfindlichkeit:

in Roth	Orange	Gelb	Grün	Blaugrün	Blau	Indigo	Violett
$\frac{1}{115}$	$\frac{1}{331}$	$\frac{1}{772}$	$\frac{1}{246}$	$\frac{1}{340}$	$\frac{1}{740}$	$\frac{1}{272}$	$\frac{1}{146}$

Die Beobachtungen zur Feststellung dieser Werthe sind mittelst des Ophthalmometers (S. 614) angestellt: Die beiden Platten desselben, durch welche das Sonnenspectrum in zwei gegen einander verschobenen Bildern entworfen wurde, wurden so lange gegen einander gedreht, bis eben merkliche Unterschiede in beiden Spectren über einander lagen; aus dem Drehungswinkel der Platten wurde dann die lineare Verschiebung der beiden Spectren berechnet. Ueber die Unterschiedsempfindlichkeit für Farbennüancen (weissliche Farbentöne) sind bis jetzt nur einige vorläufige Versuche von Aubert und von Woinow mittelst des Farbenkreisels ausgeführt worden, indem sie auf einer farblosen Scheibe ein kleines farbiges Segment rotiren liessen. Die Unterschiedsempfindlichkeit scheint hier derjenigen für ungefärbtes Licht ungefähr gleich zu kommen, aber von der Lichtstärke abhängig zu sein, indem auf weissem Grund die farbigen Segmente grösser sein müssen als auf grauem, wenn ein eben merklicher Farbenton entstehen sollte*).

§. 123. Verlauf und Nachwirkungen der Netzhauterregung.

1) Der Verlauf der Netzhauterregung gleicht dem Erregungsverlauf in den Nerven. Die Erregung beginnt unmittelbar nach der Einwirkung eines kurz dauernden Reizes, sie steigt zuerst schneller und dann langsamer bis zu einem Maximum an, um hierauf allmälig wieder auf Null

*) Vierordt, Anwendung des Spectralapparats zur Messung von Lichtstärken, 1871. Mandelstamm, Archiv f. Ophthalmol. Bd. 13. Dobrowolsky ebend. Bd. 18. Lamansky Bd. 17. Woinow Bd. 16. Aubert, Physiologie der Netzhaut.

zu sinken. Bei grösserer Lichtstärke wird das Maximum der Empfindung früher erreicht, zugleich überdauert aber die Erregung den Reiz um so länger, je stärker sie ist (Exner). Für farbige Lichteindrücke gelten die nämlichen Gesetze des Ansteigens, Sinkens und Abklingens der Erregung; nur bedarf 1) der farbige Lichtreiz einer gewissen Zeit, um eine deutliche Farbenempfindung auszulösen, bei kürzerer entsteht eine farblose Empfindung (Plateau), und 2) ist für verschiedene Farben auch bei gleicher Helligkeit der Verlauf der Empfindung ein verschiedener; namentlich wird das Maximum der Empfindung mit verschiedener Geschwindigkeit erreicht, am schnellsten durch Roth, langsamer durch Blau und am spätesten durch Grün (Kunkel). Da die Erregung die Einwirkung des Reizes überdauert, so können hinreichend schnell wiederholte Lichteindrücke ähnlicher Art dieselbe Wirkung auf das Auge ausüben wie eine continuirliche Beleuchtung. Wenn man auf der Scheibe des Farbenkreisels abwechselnd schwarze und weisse Sectoren oder Sectoren von verschiedener Farbe anbringt, so entsteht daher dort Grau, hier eine Mischfarbe, und die Lichtstärke der Mischung ist annähernd eben so gross, als wenn das äussere Licht selbst unmittelbar gemischt worden wäre. Misst man diejenige Umlaufsgeschwindigkeit des Farbenkreisels, bei welcher die Eindrücke zusammenfliessen, so ergibt sich hieraus die Zeit, während welcher die Netzhauterregung gleichmässig andauert. In den Versuchen von Plateau, Lissajou, Helmholtz u. A. wechselt diese Zeit zwischen $^1/_{50}$ und $^1/_{30}$ Sec. Dabei zeigt sich, dass dieselbe mit der Zunahme der Lichtstärke abnimmt. Hieraus folgt, dass die Netzhauterregung, wie sie mit wachsender Lichtstärke schneller ihr Maximum erreicht, so auch schneller in ihrer Intensität sinkt. Dagegen nimmt die ganze Dauer der Erregung mit wachsendem Reize zu: intensivere Reize zeigen immer eine längere Nachdauer.

Auf der Verschmelzung rasch sich folgender Eindrücke in eine continuirliche Empfindung beruht die in §. 121 erörterte Methode der Farbenmischung mittelst des Farbenkreisels. Eine eigenthümliche Complication des Farbenkreisels ist die stroboskopische Scheibe von Stampfer und Plateau. Dieselbe besteht aus zwei gleichzeitig rotirenden Scheiben, von denen die hintere an ihrer Peripherie eine Anzahl von Figuren hat, welche eine Reihe von Momenten irgend einer periodisch wiederkehrenden Bewegung darstellen, während die vordere eben so viele Oeffnungen besitzt, als Figuren auf der ersten Scheibe vorhanden sind. Wird der Apparat in Bewegung gesetzt, so scheinen die Figuren die Bewegung auszuführen, deren Momente dargestellt sind.

Da am Farbenkreisel die Lichteindrücke nicht plötzlich in ihrer vollen Intensität beginnen und wieder aufhören, so sind die mit dem einfachen Farbenkreisel angestellten Versuche nicht geeignet, den Verlauf der Netzhauterregung genauer darzustellen. Exner bediente sich daher einer besonderen Vorrichtung, bei welcher der Lichteindruck möglichst momentan entstand und wieder verschwand. Zu diesem Zweck benützte er zwei in einiger Entfernung hinter einander aufgestellte rotirende Scheiben, die in entgegengesetzter Richtung und mit verschiedener Geschwindigkeit bewegt wurden: der Lichteindruck fand

statt, so oft ein kleiner Ausschnitt der ersten Scheibe mit einem ebensolchen der zweiten coincidirte, zwischen beiden Scheiben befand sich ferner ein System von Linsen, welches von den Rändern des zweiten Ausschnitts ein so starkes Zerstreuungsbild entwarf, dass ein durch beide Ausschnitte gesehener leuchtender Gegenstand scheinbar in allen seinen Theilen zugleich sichtbar und wieder unsichtbar wurde. Es konnte hierbei theils die Lichtintensität des gesehenen Gegenstandes, theils die Grösse desselben (beziehungsweise seines Netzhautbildes), theils die Stelle der Netzhaut, auf welche sein Bild fiel, theils endlich die Dauer seines positiven Nachbildes variirt werden, letzteres dadurch, dass ein neuer Lichteindruck, nämlich ein weisser Sector der zweiten Scheibe, den Verlauf des Nachbildes abschnitt. Auf diese Weise fand E., dass, wenn die Intensitäten der Reizung in geometrischer Progression wachsen, die Zeit, in welcher die Reizung das Maximum ihrer Wirkung erreicht, sowie die Wirkungsdauer, welche zur Erzeugung eines deutlichen Netzhautbildes erfordert wird, in arithmetischer Progression abnehmen. Bei mittlerer Helligkeit fand E. die zur Erreichung des Maximums erforderliche Zeit etwa = $^1/_6$ Sec., was mit einem auf anderem Wege erhaltenen Resultat Brücke's nahe zusammentrifft. Brücke fand nämlich bei Versuchen an der aus weissen und schwarzen Sectoren zusammengesetzten rotirenden Scheibe, dass die Helligkeit der Empfindung von der Geschwindigkeit abhängt, mit welcher die Erregungen auf einander folgen, und dass sie am stärksten ist, wenn 17,5 Lichteindrücke auf die Sec. kommen. Nun wird offenbar die Helligkeit dann am stärksten sein, wenn jeder Eindruck gerade Zeit hat bis zu seinem Maximum anzusteigen. Daraus würde sich etwa $^1/_5$ Sec. für diese Zeit des Ansteigens ergeben. Diejenige Netzhautstelle, welche die geringste Wirkungsdauer des Eindrucks erfordert, liegt nach Exner 1,33 Mm. vom Fixationspunkt entfernt; etwas näher dem letzteren (0,29 Mm.) liegt aber die Stelle, welche das schnellste Erkennen des Bildes vermittelt. Endlich kann die Wirkungsdauer des Eindrucks um so kürzer sein, je länger man das positive Nachbild desselben bestehen lässt, das letztere verstärkt also einfach die Wirkung des Eindrucks.

Den Verlauf der Erregung farbiger Lichteindrücke hat Kunkel nach einer der Exner'schen ähnlichen Methode, unter Benützung spectraler Farbentöne, untersucht. Er fand bei mittlerer Beleuchtung die zur Erreichung des Maximums erforderliche Zeit für

Roth 0,0573, Grün 0,133, Blau 0,0916 Sec.

Mit steigender Helligkeit nahm diese Zeit für jede Farbe ab. Bei sehr kurzer Dauer konnten nur noch Roth und Blau im Spectrum unterschieden werden, bei noch kürzerer wurde nur Roth gesehen, und das ganze übrige Spectrum erschien farblos.

2) Die Nachwirkung der Netzhauterregung besteht theils in der schon erwähnten Nachdauer des Lichteindrucks, nachdem der Reiz zu wirken aufgehört hat, theils in einer Veränderung der Erregbarkeit, wodurch an den zuvor von Lichtreizen getroffenen Netzhautstellen sowohl die Intensität als die Qualität der Empfindung gegenüber neu einwirkendem Lichte verändert wird. Man bezeichnet die durch beide Ursachen hervorgerufenen Erscheinungen als Nachbilder. Solche Nachbilder, in

denen die hellen Partieen des Objects ebenfalls hell, die dunkeln dunkel sind, heissen positive Nachbilder; solche dagegen, in denen die hellen Partieen dunkler, die dunkeln heller als am Object erscheinen, nennt man negative Nachbilder. Waren die Lichteindrücke farbig, so kann das Nachbild entweder in den nämlichen oder in den complementären Farben erscheinen; man unterscheidet daher auch gleichfarbige und complementäre Nachbilder. Als unmittelbare Nachdauer des Lichteindrucks beobachtet man stets ein positives Nachbild, welches in der Regel gleichfarbig ist; durch die Veränderungen der Erregbarkeit gegen äusseres Licht entstehen dagegen negative Nachbilder; letztere sind zugleich in allen Fällen complementär gefärbt.

Die positiven Nachbilder beobachtet man am deutlichsten, wenn man einen Lichteindruck von grosser Intensität auf die zuvor unermüdete Netzhaut eine sehr kurze Zeit einwirken lässt. Man verdecke z. B. dem Auge einen hellen Gegenstand, ziehe nun plötzlich die Hand weg, während das Auge den Gegenstand starr fixirt, um hierauf ebenso schnell das Auge wieder zu verdecken. Man sieht dann ein Nachbild, das dieselben Farben und anfangs auch dieselbe Lichtintensität besitzt wie das Object selber. Dieses Nachbild erlischt allmälig, indem die dunkleren Partieen desselben zuerst verschwinden, und wenn hinreichend Licht in das Auge fällt, so geht es hierbei in das negative Nachbild über. Ebenso erhält man das positive Nachbild, wenn man in dunkler Nacht einen Stern oder ein fernes Licht sehr kurze Zeit betrachtet und hierauf das Auge bewegt; man sieht dann die Bewegung, die das Nachbild mit dem Auge macht, in Form einer Lichtlinie.

Während das positive Nachbild um so länger dauert, je kurzdauernder der Lichteindruck ist, wächst umgekehrt die Dauer des negativen Nachbildes mit der Dauer des Lichteindrucks. Bedingung zu seiner Erzeugung ist ferner, dass man nicht, wie bei der Beobachtung des positiven Nachbilds, das Gesichtsfeld verdunkle, sondern dass man dasselbe, da ja das negative Nachbild auf einer Veränderung der Erregbarkeit gegenüber äusserm Lichte beruht, in einem von der Intensität des vorangegangenen Lichteindrucks abhängigen Maasse erleuchtet. Je heller dieser war, um so heller muss auch nachher das Licht sein, bei dessen Erregung das Nachbild empfunden wird. Doch sind die Bedingungen am günstigsten, wenn dieses Licht etwas kleiner bleibt als die Lichtstärke des ursprünglichen Objectes. Man betrachte z. B. längere Zeit unverwandt ein weisses Quadrat auf schwarzem Grunde und blicke dann mit dem Auge auf ein weisses Papier: man sieht nun das Nachbild als schwarzes Quadrat auf dem weissen Grunde. Auch hier beobachtet man, dass das Nachbild um so länger dauert, je lichtstärker das Object war. So verschwinden in dem angeführten Beispiel zuerst die Ränder des dunkeln Nachbildes, die von den Irradiationsrändern des Objectes herrühren; man kann also vermittelst des allmäligen Abblassens der Nachbilder Lichtstärken unterscheiden, die bei unmittelbarer Betrachtung der Objecte nicht zu unterscheiden sind.

Die angeführten Erscheinungen erklären sich, wenn man das negative Nachbild als eine Ermüdungserscheinung auffasst. Hat auf eine begrenzte Stelle der Netzhaut längere Zeit weisses Licht eingewirkt, so ist nun diese Stelle ermüdet, wird also bei nachheriger Betrachtung einer ausgedehnten hellen Fläche weniger erregt als die benachbarten Netzhauttheile, es erscheint somit ein dunkler Fleck auf der hellen Fläche, welcher genau der Ausdehnung der ermüdeten Stelle entspricht. Ebenso verhält es sich, wenn das Object farbig war. Ist eine Netzhautstelle für eine bestimmte Farbe ermüdet, so wird sie bei gleichmässiger Erleuchtung mit weissem Licht von den Strahlen der jener Farbe entsprechenden Schwingungsdauer weniger erregt und verhält sich daher so, als wenn sie vom Licht der complementären Farbe gereizt würde, daher die negativen Nachbilder farbiger Objecte stets complementär sind. Dass in der That auf diese Weise die Netzhaut bei länger dauernder Reizung ermüdet, kann man auch schon aus dem Schwächerwerden der Lichteindrücke schliessen, wenn dieselben längere Zeit einwirken: man beobachtet z. B., dass ein helles Object bei längerer Betrachtung an Helligkeit, ein farbiges Object an Entschiedenheit der Farbe verliert.

Doch kommen hierbei noch einige andere Erscheinungen vor, welche man als das farbige Abklingen der Nachbilder bezeichnet. Die gewöhnliche Farbenfolge, durch welche nach kurz dauernder Anschauung eines weissen Objectes im dunkeln Gesichtsfelde das positive in das gewöhnliche negative Nachbild übergeht, ist nach den Beobachtungen von Fechner, Séguin und Aubert: Weiss, Blau, Violett, Roth. Lässt man während des Abklingens Licht in's Auge treten, so kommt im Allgemeinen das Nachbild in die späteren Stadien seiner Farbenentwicklung, es schreitet zurück, wenn man das Licht wieder schwächt. Nach Ablauf der obigen Farbenreihe hört im dunkeln Gesichtsfeld die Empfindung ganz auf, im hellen bleibt das graue negative Nachbild zurück. Lässt man das weisse Object länger einwirken, so dass die Netzhaut in höherem Grade ermüdet, so sieht man an demselben schon während der Betrachtung Farbenwandlungen. Das Object färbt sich nach Fechner zuerst gelb, dann bläulich, rothviolett und zuletzt roth. Wenn nach längerer Einwirkung von weissem Licht das Nachbild auf dunklem Grund beobachtet wird, so klingen die Farben nach Brücke in folgender Reihe ab: Grün, Blau, Violett, Roth. Fechner dagegen unterscheidet fünf Phasen: Weiss, Blau, Grün, Roth und Blau; auch hier führt Erhellung des Grundes die späteren Phasen herbei. Lässt man nicht weisses Licht, sondern gesättigte Farben einwirken, so stellt sich ebenfalls ein Abklingen ein, das jedoch viel einfacher ist: zuerst schwindet die vorherrschende Farbe, das Nachbild wird dadurch grau, und dann erst tritt die Complementärfarbe hervor, dazwischen liegen aber meist noch leisere Uebergangsfarben. In eigenthümlicher Weise kommt das farbige Abklingen der Nachbilder am Farbenkreisel zum Vorschein, wenn man dessen Scheibe aus schwarzen und weissen Sectoren zusammen-

setzt, dieselbe grell beleuchtet und nicht in so schnelle Bewegung versetzt, dass ein continuirlicher Eindruck entstehen kann. Es wird dann ein mit Farbenerscheinungen verbundenes Flimmern beobachtet. Immer tritt dabei am vorangehenden Rande eines jeden schwarzen Sectors eine röthliche, an dem hinterher folgenden eine bläuliche Färbung auf.

Die Erscheinungen des Abklingens der Nachbilder stehen offenbar mit den oben besprochenen Gesetzen des Verlaufs farbiger Netzhauterregungen in Beziehung. Insbesondere erklärt sich die zuletzt erwähnte Erscheinung an flimmernden Scheiben unmittelbar daraus, dass Roth am frühesten, Grün am spätesten das Maximum der Erregung erreicht. Bei dem Abklingen der Nachbilder im dunkeln Gesichtsfelde scheint sich diese Reihenfolge umzukehren, wahrscheinlich weil hierbei die Farben nicht in der Reihe, in der sie das Maximum der Erregung erreichen, sondern in derjenigen, in welcher sie allmälig erlöschen, zur Geltung kommen. Diese letztere Reihenfolge muss demnach eine solche sein, dass die rothe Farbenerregung, welche am schnellsten zu ihrem Maximum ansteigt, am längsten andauert. Indirect bestätigen dies Versuche von Schön über die Ermüdung für Farben, wonach die Netzhaut am langsamsten für Roth, viel schneller für Grün und am schnellsten für Blau ermüdet.

Der Verlauf der Netzhautermüdung für weisses Licht ist von Exner mittelst des oben (S. 666) beschriebenen Verfahrens und von C. F. Müller nach einer andern Methode, bei welcher er das nach einer gegebenen Zeit entwickelte positive Nachbild einer weissen Fläche mit photometrisch bestimmten grauen Papieren verglich, untersucht worden. Einer directeren Methode bediente sich J. v. Kries, indem er eine weisse Scheibe eine verschieden lange Zeit fixirte und sie dann mit einem Ring des Farbenkreisels verglich, welcher auf eine unermüdete Netzhautstelle einwirkte, und an welchem durch Hinzunahme eines schwarzen Sectors von veränderlicher Breite Weiss oder Abstufungen zwischen Weiss und Schwarz hervorgebracht werden konnten; das Verhältniss von Schwarz und Weiss wurde dann jedesmal so abgestuft, dass der rotirende Ring der weissen Scheibe gleich erschien. Je stärker die Ermüdung ist, um so mehr Schwarz muss natürlich dem Ring zugefügt werden, damit diese Gleichheit der Empfindungen eintrete. Exner fand einen viel rascheren Verlauf der Ermüdung als Müller, da nach ersterem die Helligkeitsempfindung schon nach 0,359" auf 0,9, nach 0,659" auf 0,7, nach dem letzteren dagegen erst nach 3" auf 0,72, nach 30" auf 0,35 gesunken war. Die Resultate von Kries stimmen mehr mit denen des letztgenannten Beobachters überein, indem sich aus ihnen ebenfalls ein weniger steiler Abfall der Ermüdungscurve ergibt, als ihn Exner gefunden; übrigens beziehen sich vermöge der angewandten Methoden die Messungen von Exner vorzugsweise auf den Anfang, diejenigen von Müller und Kries nur auf die späteren Stadien des Verlaufs der Ermüdung. In ihrem Verlauf hat die Ermüdungscurve Aehnlichkeit mit einer logarithmischen Linie, doch sinkt sie nach Kries in ihren späteren Theilen langsamer als eine solche. Daraus ergibt sich, dass die Ermüdung nicht nur nach ihrer absoluten, sondern auch nach ihrer relativen Grösse (d. h. im Verhältniss zur schon eingetretenen Ermüdung) immer langsamer fortschreitet. In einem ähnlichen Verhältniss steht nach Kries die Ermüdung zur Reizstärke, indem mit wachsender Reizstärke die relative Zunahme kleiner wird. Den Verlauf der Ermüdung für farbiges Licht untersuchte Schön nach einer der von

Exner und Kunkel angewandten ähnlichen Methode, wobei er aber die Empfindung auf der ermüdeten Netzhautstelle mit der auf einer unermüdeten verglich. Die von ihm erhaltenen Zahlen stimmen mit denen Müller's nahe überein. Er fand die Grösse der Netzhauterregung für Roth, Grün und Blau

nach 3'':	Roth 0,66,	Grün 0,59,	Blau 0,50
5'':	„ 0,59,	„ 0,52,	„ 0,37
10'':	„ 0,59,	„ 0,43,	„ 0,37
15'':	„ 0,57,	„ 0,37,	„ 0,33

Die positiven sowohl wie die negativen Nachbilder sind schon seit langer Zeit beobachtet. Meistens wurden aber die negativen Nachbilder gleich den positiven auf eine selbständige Erregung der Netzhaut bezogen, so namentlich von Plateau. Fechner stellte dagegen zuerst für die negativen Nachbilder die Ermüdungstheorie auf, welche dann in den Ermittelungen über das Abklingen der Netzhauterregung ihre nähere Begründung fand. Von Helmholtz wurden die Erscheinungen der negativen Nachbilder mit der Young'schen Farbentheorie in Zusammenhang gebracht. Nach dieser muss das Nachbild eines rothen Objectes grün erscheinen, weil in Folge der Ermüdung der rothen Endorgane diese nun durch weisses Licht weniger stark mehr erregt werden, während die Erregung der beiden übrigen Endorgane ungefähr die normale Intensität besitzt. Weisses Licht muss demnach so gesehen werden, als wenn Roth darin fehlte, d. h. in der Complementärfarbe zu Roth. Offenbar kann aber die Farbe des negativen Nachbildes als eine einfache Folge einerseits der Ermüdung und anderseits des Mischungsgesetzes der Farben aufgefasst werden; die Nachbildererscheinungen stehen daher mit jeder Hypothese im Einklang, welche für das Mischungsgesetz eine Erklärung gibt*).

In anscheinendem Widerspruch mit der Ermüdungstheorie steht die Thatsache, dass nicht selten auch im dunkeln Gesichtsfeld, also bei Ausschluss aller äussern Lichtreize, das positive Nachbild eines farbigen Objectes unmittelbar in ein complementäres Nachbild übergeht. Dieses positive complementäre Nachbild, das zuerst von Purkinje beobachtet und dann von Brücke näher untersucht wurde, kommt nur im dunkeln Gesichtsfelde vor. Auch diese Erscheinung lässt sich aber aus der Ermüdung ableiten, wenn man erwägt, dass die Netzhaut selbst im Dunkeln nie vollkommen unerregt ist (§. 117): das positive complementäre Nachbild wäre hiernach als ein durch das Eigenlicht der Netzhaut hervorgebrachtes complementäres Nachbild aufzufassen.

§. 124. Die Contrasterscheinungen.

Unter den Contrasterscheinungen begreift man eine Anzahl von Veränderungen der Empfindung, welche durch die gleichzeitig und neben einander geschehende Einwirkung verschiedener Lichtabstufungen oder ver-

---

*) Plateau, Poggendorff's Annalen Bd. 23. Fechner, ebend. Bd. 44. Aubert, Physiologie der Netzhaut. Helmholtz, physiolog. Optik. Brücke, Wiener Sitzungsber. Bd. 49. Exner, ebendas. Bd. 58 und Pflüger's Archiv Bd. 3. C. F. Müller, über den Verlauf der Netzhautermüdung. Diss. Zürich 1866. Kunkel, Pflüger's Archiv Bd. 9. Schön, Archiv f. Ophthalmol. Bd. 20. J. v. Kries, ebend. Bd. 23.

schiedener Farben erzeugt werden. Im engeren Sinne versteht man unter Contrast eine solche Veränderung der Empfindung, welche nicht in physischen Veränderungen der Netzhaut, sondern in einer Vergleichung der Lichteindrücke ihren Grund hat.

Wir schliessen damit aus dem Gebiet der Contrasterscheinungen namentlich alle Nachbilderphänomene aus. Diese wirken häufig in gleichem Sinne wie der Contrast und können sich auch mit den Contrasterscheinungen vermengen. Im Allgemeinen unterscheiden sie sich aber von dem eigentlichen Contraste immer dadurch, dass bei ihnen eine und dieselbe Stelle der Netzhaut successiv von verschiedenen Lichtstärken oder von verschiedenen Farben erregt wird. Man hat desshalb diese Erscheinungen auch als successiven Contrast bezeichnet, während man den Contrast, der aus der Vergleichung gleichzeitig neben einander bestehender und also verschiedene Netzhautstellen treffender Eindrücke hervorgeht, simultanen Contrast nennt. Ein successiver Contrast ist es z. B., wenn eine zuvor mit grünem Licht beleuchtete Netzhautstelle von rothem Lichte getroffen wird, letzteres erscheint dann viel gesättigter roth, als wenn es ohne vorherige Veränderung der Netzhaut gesehen worden wäre. Hier beruht aber die Veränderung der Empfindung hauptsächlich auf der Ermüdung für grünes Licht, durch die an und für sich schon bei Reizung mit äusserem Licht ein rothes Nachbild entstanden wäre. Aus demselben Grunde vermindert sich bei anhaltender Fixation zweier neben einander liegender Farben der Gegensatz allmälig: hier wirkt jede Farbe ermüdend, wenn aber beide Farbenempfindungen abgestumpft sind, so kann auch ihr Unterschied nicht mehr deutlich aufgefasst werden. Brücke hat alle diese Wechselwirkungen der Farbeneindrücke unter dem Namen der Farbeninduction zusammengefasst, diejenige Farbe, welche als die vorzugsweise veränderte erscheint, hat er die inducirte, die andere die inducirende Farbe genannt.

Folgende Versuche geben über die wichtigsten Contrasterscheinungen Aufschluss. Man lege ein graues Papierstückchen auf rothen Grund: das graue Papier erscheint dann grünlich gefärbt. Noch viel deutlicher tritt, wie Herm. Meyer gefunden hat, die Färbung auf, wenn man das Ganze mit durchscheinendem Briefpapier bedeckt, welches durch die gleichmässige Helligkeit, die es hervorbringt, den Contrast zu begünstigen scheint. Zugleich lässt sich bei diesem Versuch sehr deutlich nachweisen, dass der Contrast auf einer Vergleichung beruht. Hält man nämlich das von dem Briefpapier bedeckte farbige Papier in einige Entfernung vom Auge, und nähert man dem grün erscheinenden contrastirenden Fleck ein weisses Papier, so wird plötzlich jener Fleck ebenfalls weiss. Die unmittelbare Vergleichung mit einem Object von gleicher Beschaffenheit hebt also hier den Contrast auf, was nicht der Fall sein könnte, wenn derselbe auf einer physiologischen Veränderung der Netzhaut beruhen würde. Ein auffallendes Beispiel von Contrast sind ferner die sogenannten farbigen Schatten. Stellt man bei Tageslicht eine Kerze auf, deren Licht röthlich ist, und lässt man diese Kerze einen Schatten auf ein weisses Papier werfen, so sollte der Schatten rein grau erscheinen, da sein Licht bloss vom Tageslicht

herrührt; er sieht aber bläulich aus. Offenbar ist hier die Vergleichung mit der umgebenden röthlichen Kerzenbeleuchtung die Ursache, dass der in Wirklichkeit farblose Schatten in der Contrastfarbe zu Roth gesehen wird. Erzeugt man daher den Schatten erst, nachdem man die Vergleichung mit dem umgebenden Kerzenlicht dadurch unmöglich gemacht hat, dass man auf die Stelle des Schattens durch eine innen geschwärzte Röhre blickt, so bleibt nach Fechner's Beobachtung diese Stelle unverändert grau; blickt man dagegen auf dieselbe erst durch die Röhre, nachdem sich zuvor die Empfindung ihrer blauen Farbe festgestellt hat, so bleibt sie umgekehrt unverändert blau, auch wenn das Kerzenlicht wieder hinweg genommen wird.

Sehr schön lassen sich die Farbencontraste auch mittelst des Farbenkreisels erzeugen. Man nehme eine weisse Scheibe mit vier grünen Sectoren, die ungefähr in der Mitte durch kleine schwarze Segmente unterbrochen sind. Bei rascher Rotation bekommt man eine hellgrüne Fläche mit einem röthlichen (nicht grauen) Ring. Contraste der Lichtintensität erhält man bei der in Fig. 133 dargestellten Form des Versuchs. Hier sollten beim Umdrehen concentrische graue Ringe entstehen, die nach aussen an Helligkeit abnehmen, von denen aber jeder, da in ihm die Winkelbreite der schwarzen Flächenstücke constant ist, auch constante Helligkeit besässe. Dies ist jedoch nicht der Fall, sondern jeder Ring erscheint nach innen, wo sich der nächste dunklere anschliesst, heller, und nach aussen, wo sich der nächste hellere anschliesst, dunkler.

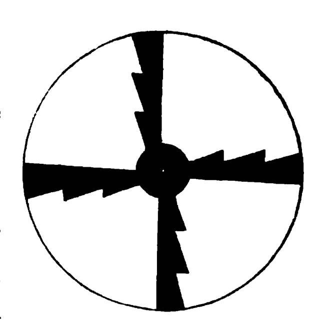


Fig. 133. Contrastversuch mit dem Farbenkreisel.

In der Erklärung der Contrasterscheinungen stehen sich noch gegenwärtig zwei Ansichten gegenüber. Nach der einen beruht der Contrast auf einer physiologischen Wechselwirkung der Netzhautstellen; jede gereizte Stelle soll in ihrer Umgebung eine contrastirende Erregung induciren. Diese Ansicht wurde zuerst von Plateau aufgestellt und in neuerer Zeit von Aubert, Hering u. A. vertheidigt. Nach der andern ist der Contrast ein psychologisches Phänomen. Sie wurde von Fechner auf seine Schattenversuche gegründet und von Helmholtz durch weitere Thatsachen unterstützt. Zugleich fasste der Letztere den Contrast als eine Urtheilstäuschung auf. Es scheint mir jedoch weder angemessen eine so fundamentale Erscheinung im Gebiet der Empfindung in das Gebiet der Sinnestäuschungen zu verweisen, noch lässt sich bei derselben ein logischer Urtheilsprocess irgendwie nachweisen. Ich habe es daher vorgezogen, den Contrast daraus zu erklären, dass wir überhaupt für unsere Empfindungen kein absolutes, sondern nur ein relatives Maass besitzen, dass wir also auch die Farbeneindrücke stets in unmittelbarer Vergleichung mit einander empfinden. Hierdurch sind die Contrasterscheinungen auf den nämlichen psychologischen Grund zurückgeführt, wie die Thatsache des psychophysischen Gesetzes und die Empfindung der Tonhöhen *).

*) Fechner, Poggendorff's Annalen, Bd. 44 u. 50. Brücke, ebend. Bd. 84. H. Meyer, ebend. Bd. 95. Helmholtz, physiologische Optik. Hering, Wiener Sitzungsber. Bd. 66. Wundt, physiolog. Psychologie.

C. Verarbeitung der Gesichtsempfindungen zu Vorstellungen.

§. 125. Die Augenbewegungen.

Der Augapfel ist in der von knöchernen Wänden umschlossenen Augenhöhle allseitig von incompressibeln Massen, Fett, Drüsen, Muskeln u. s. w., umgeben. Das Auge kann daher unter normalen Verhältnissen keine Ortsbewegungen, sondern nur Drehungen um einen festen Punkt ausführen. Der Drehpunkt des Auges liegt nach Donders durchschnittlich 13,557 Mm. hinter dem Scheitel der Hornhaut und 10 Mm. vor der hinteren Fläche der Sclerotica, also der letzteren etwas näher als dem ersteren. Im myopischen Auge, dessen Axe verlängert ist, liegt er noch weiter nach hinten; in dem hinten abgeflachten hyperopischen Auge rückt er nach vorn. Der Drehpunkt fällt somit weder mit dem optischen Mittelpunkt (dem Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen) zusammen, noch würde er, wenn man die der Form des Auges möglichst sich annähernde Kugelfläche beschriebe, mit dem geometrischen Mittelpunkt dieser Kugel identisch sein. Doch lassen sich die Bewegungen des Auges immerhin annähernd als Drehungen einer Kugel um ihren fest bleibenden Mittelpunkt betrachten. Bei der Untersuchung einer derartigen Bewegung ist nun 1) das Gesetz festzustellen, nach welchem die Drehungen erfolgen, sodann sind 2) die Kräfte zu zergliedern, welche die Drehungen bewirken.

1) Gesetz der Drehungen. Wenn wir unsere Augen auf einen äusseren Gegenstand richten, so nehmen dieselben in der Regel eine solche Stellung an, dass ein und derselbe Punkt auf der Netzhautgrube beider sich abbildet. Man nennt diesen Punkt den Fixations- oder Blickpunkt, und die Linien, welche denselben mit den Drehpunkten beider Augen verbinden, sind die Blicklinien. Diese fallen weder mit den Gesichtslinien noch mit den Visirlinien (S. 620) völlig zusammen, doch ist ihr Unterschied von den ersteren, von welchen sie etwas nach innen abweichen, so gering, dass derselbe meistens vernachlässigt werden kann. Die durch beide Blicklinien gelegte Ebene nennen wir die Blickebene. Eine die beiden Drehpunkte verbindende Gerade heisst Grundlinie; eine die Mitte der Grundlinie halbirende Verticalebene, welche den Kopf in zwei symmetrische Hälften trennt, ist die Medianebene. Die ganze Fläche, welche bei fest gehaltener Stellung des Kopfes der Blickpunkt im äussern Raume durch die Bewegung der Blicklinien erzeugt, heisst das Blickfeld. Diejenigen Flächenräume, welche der Blickpunkt jedes einzelnen Auges beschreiben kann, lassen sich als monoculare Blickfelder von dem binocularen Blickfeld, als dem Flächenraum des gemeinsamen Blickpunktes, unterscheiden. Das letztere wird zum Blickraum des Doppelauges, wenn wir gleichzeitig den Umfang der Tiefenverschiebung des Blickpunktes durch Convergenz in Betracht ziehen. Die Excursionsweite jeder Blicklinie im

normalen Auge beträgt im Mittel ungefähr 87° für die Seitenwendung und 81° für die Hebung und Senkung; hiernach kann sowohl jedes monoculare wie das binoculare Blickfeld annähernd als kreisförmig begrenzt angesehen werden. Gehen wir von derjenigen Stellung der Blicklinien aus, bei welcher die Blickebene den unendlich entfernten Horizont schneidet und die Blicklinien parallel der Medianebene auf einen unendlich entfernten Punkt eingestellt sind, so lässt sich jede andere Stellung einer Blicklinie bestimmen 1) durch den Hebungswinkel der Blickebene, den wir positiv setzen, wenn sich die Blickebene nach oben (stirnwärts) bewegt, negativ, wenn sie nach unten (kinnwärts) verschoben wird, 2) durch den Wendungswinkel der Blicklinie; letzterer misst die Seitenwendung (nasenwärts und schläfenwärts), nachdem der Hebungswinkel gegeben ist, wir nehmen ihn positiv, wenn die Blicklinie nach rechts, negativ, wenn sie nach links bewegt wird. Nennen wir, um die Stellung des ganzen Auges zu bestimmen, diejenige im Auge feste und daher mit ihm bewegliche Ebene, welche in der oben beschriebenen Ausgangsstellung der beiden Blicklinien mit der Blickebene zusammenfällt, den Netzhauthorizont, so ist die Stellung des ganzen Auges gegeben 1) durch die mit Hülfe des Hebungs- und Wendungswinkels bestimmte Richtung der Blicklinie und 2) durch den Winkel des Netzhauthorizonts mit der Blickebene: letzteren Winkel bezeichnet man als die Raddrehung oder Rollung. Jede Augenstellung kann daher schliesslich durch drei Winkel gemessen werden: durch den Hebungswinkel h, den Wendungswinkel w und den Rollungswinkel r. Die oben bezeichnete Ausgangsstellung der Blicklinien wollen wir die Fernstellung nennen: in dieser Stellung sollen die drei Winkel h, w und r = null sein.

a) Gesetz der constanten Orientirung. Die Stellungen der Blicklinie, welche durch die Winkel w und h gemessen werden können, sind nun innerhalb der Grenzen unseres Blickfeldes unserer willkürlichen Wahl überlassen; dagegen bleibt der dritte Winkel, welcher die Augenstellung festsetzt, der Rollungswinkel r, unbestimmt; wir sind nicht im Stande, das Auge willkürlich um seine Blicklinie zu rollen. Untersuchen wir aber die Rollungen, welche das Auge bei bestimmten Stellungen der Blicklinie erfährt, so ergibt sich, dass jedem Werthe von h und w eine ganz bestimmte Richtung und Grösse des Winkels r entspricht, die man regelmässig wiederfindet, auf welchem Wege man auch die Blicklinie in ihre Stellung überführen mag. Dieses von Donders gefundene Gesetz, welches wir als Gesetz der constanten Orientirung bezeichnen, lässt sich leicht nachweisen, wenn man in der Fernstellung des Auges durch Betrachtung eines farbigen Streifens ein negatives Nachbild entwickelt und dann die Drehung beobachtet, die das Nachbild bei den Bewegungen des Auges erfährt: diese Drehung ist für jede Stellung der Blicklinie eine constante.

b) Gesetz der Drehung um feste Axen. Jeder wie das Auge um einen festen Punkt drehbare Körper kann aus einer ersten in eine zweite Lage durch Drehung um eine feste Axe übergeführt werden. Wenn also das Auge aus einer Stellung A in eine Stellung B übergeht, so kann, wenn auch in Wirklichkeit dieser Uebergang durch successive Drehung um mehrere Axen erfolgt, doch immer durch Drehung um eine einzige Axe dieselbe Endstellung B herbeigeführt werden. Die Beobachtung zeigt aber, dass man die Stellungen des Auges nicht nur durch Drehungen um feste Axen erzeugt denken kann, sondern dass sie unter gewissen Bedingungen wirklich auf diese Weise zu Stande kommen. Dies ergibt sich zunächst für alle Drehungen, die in einer blossen Veränderung des Hebungswinkels bestehen. Erzeugt man in der Fernstellung des Auges durch Anblicken eines horizontal ausgespannten farbigen Bandes ein negatives Nachbild, das man dann auf eine in der Entfernung befindliche Wand projicirt, so kann man die Blickebene heben und senken, ohne dass das Nachbild aufhört horizontal zu sein, wie sich leicht durch Vergleichung desselben mit Horizontallinien, die auf der Wand gezogen wurden, nachweisen lässt. Da sich demnach in diesem Fall von den drei Winkeln h, w und r nur h verändert hat, so muss die Drehung um eine feste Axe erfolgt sein, welche mit der Grundlinie zusammenfällt. Wendet man dagegen die Blicklinien von der Fernstellung ausgehend seitwärts, so bleibt ein anfänglich horizontales Nachbild nicht horizontal, sondern es ist mit dieser Seitenwendung eine scheinbare Rollung des Auges um die Blicklinie verbunden. Hieraus folgt, dass die Seitenwendung von der Fernstellung aus jedenfalls nicht um eine Axe geschieht, die auf der ersten und zweiten Stellung der Blicklinie senkrecht steht. Senkt man nun aber die Blickebene etwas, so dass sie einen bestimmten, für jedes Individuum annähernd constanten, negativen Winkel mit dem Netzhauthorizont bildet, so ergibt sich, dass von dieser Stellung aus das Auge nach innen und aussen gewendet werden kann, ohne dass das zur Beobachtung der Augenstellung benützte Nachbild sich dreht. Für die Seitenwendungen in dieser Lage der Blicklinie wird somit die Stellungsänderung des ganzen Auges wieder nur durch einen Winkel, den ∟ w, gemessen, und es muss also die Drehung um eine Axe erfolgt sein, welche im Drehpunkt auf der Blickebene senkrecht steht. Die in dieser Weise ausgezeichnete Stellung der Blicklinie nennt man die Primärstellung; sie ist nach obigem als diejenige Augenstellung zu definiren, von der ausgehend reine Hebung oder reine Seitenwendung der Blicklinie mit keiner Raddrehung verbunden ist. Bringen wir nun das Auge aus der Primärstellung in eine zweite Lage, die aus Hebung und Wendung combinirt ist, so zeigt sich wieder eine Drehung des ursprünglich horizontalen Nachbildes. Denken wir uns, um die Richtung der Drehung in den verschiedenen Augenstellungen zu bestimmen, die vordere Halbkugel des Auges vom Drehpunkt aus betrachtet, so können wir die Rollung positiv nennen, wenn sie wie ein Uhrzeiger von links nach rechts geht, negativ

im umgekehrten Falle: es entsprechen dann bei erhobener Blickebene den Seitenwendungen nach rechts Rollungen nach links, und den Seitenwendungen nach links Rollungen nach rechts. Bei gesenkter Stellung der Blickebene entsprechen den Seitenwendungen nach rechts auch Rollungen nach rechts und den Seitenwendungen nach links Rollungen nach links; wenn also der Erhebungs- und Wendungswinkel gleiche Vorzeichen haben, so ist die Rollung negativ, wenn jene ungleiche Vorzeichen haben, so ist die Rollung positiv. Die Curven b_1 b_1, b_2 b_2 u. s. w. (Fig. 134) stellen die Drehungen dar, wenn $\beta\beta$ das ursprünglich den Netzhauthorizont deckende horizontale Nachbild und a der Blickpunkt in der Primärstellung ist. Anders gestaltet sich die Erscheinung, wenn man in der Primärstellung

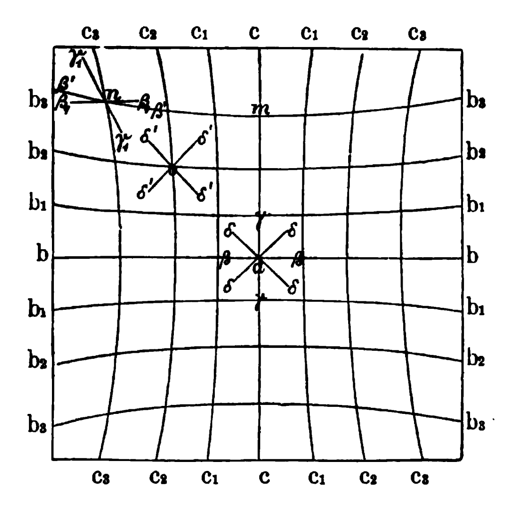


Fig. 134. Orientirung des horizontalen und verticalen Netzhautmeridians in verschiedenen Augenstellungen.

ein zum Netzhauthorizont senkrechtes Nachbild $\gamma\gamma$ erzeugt. Wendet man jetzt in den verschiedenen Höhestellungen der Blickebene die Blicklinie nach rechts und links, so zeigt das verticale Nachbild Drehungen, die den Drehungen b_1 b_1, b_2 b_2.... des Netzhauthorizonts gerade entgegengesetzt sind: wir haben sie durch die Linien c_1 c_1, c_2 c_2 u. s. w. dargestellt. Die Ursache dieser Erscheinung ist folgende: Denken wir uns in der Primärstellung im Blickpunkt a einen in der Blickebene dem Netzhauthorizont parallelen Balken $\beta\beta$ und einen auf der Blickebene senkrechten Balken $\gamma\gamma$ angebracht und nun die Blicklinie sammt $\beta\beta$ und $\gamma\gamma$, so wie wir es oben voraussetzten, bewegt, also zuerst etwa nach m erhoben und dann seitwärts nach n gedreht, so wird, wenn wir annehmen, das Auge erführe während dieser Bewegungen keine Rollung um die Blicklinie, der Balken $\beta\beta$ parallel seiner ursprünglichen Richtung nach β_1 β_1 auf die Wand projicirt werden, der Balken $\gamma\gamma$ aber wird in seiner Projection auf die Wand

nach links gedreht erscheinen ($\gamma_1 \gamma_1$). Gerade so wie diese Balken, die wir uns mit der Blicklinie bewegt dachten, werden nun im Auge erzeugte ursprünglich horizontale und verticale Nachbilder sich verhalten. Erfährt also das Auge eine wirkliche Rollung nach rechts, so wird das Nachbild $\beta \beta$ die Richtung $\beta' \beta'$ oder b_3 n, das Nachbild $\gamma \gamma$ aber die Richtung c_3 n annehmen. Aehnlich lässt dies für das ganze Blickfeld sich nachweisen. Zieht man nun durch den Punkt a geneigte Linien, so wird die Drehung des Nachbildes derselben im Allgemeinen kleiner als die Drehung von $\beta \beta$ und $\gamma \gamma$, und zwei Richtungen $\delta \delta$ des Nachbildes gibt es, bei denen dasselbe nach der Ueberführung in eine neue Stellung o parallel seiner ursprünglichen Richtung geblieben ist. Führen wir die Blicklinie direct aus der Stellung a in die Stellung o über, so hat sich aber das Auge wieder um eine feste Axe gedreht, die auf der ersten und zweiten Stellung der Blicklinie senkrecht steht. Ferner ist ersichtlich, dass die Drehungsaxe in derselben Ebene liegt wie die beiden Axen, um welche das Auge aus der Primärstellung sich hebt und seitwärts wendet. Die sämmtlichen Drehungen von der Primärstellung aus geschehen somit um Axen, die in einer einzigen Ebene liegen. Die letztere, die wir als Axenebene bezeichnen wollen, steht auf der Blickebene senkrecht, und sie schneidet dieselbe in der Grundlinie. Dieses Gesetz der Augendrehungen ist zuerst von Listing ausgesprochen worden.

Betrachten wir das Blickfeld als Theil einer Kugeloberfläche, so beschreibt der Blickpunkt bei seinen Bewegungen von der Primärstellung aus grösste Kreise, die Richtkreise. Verlängern wir die grössten Kreise, so durchschneiden sie sich sämmtlich in einem Punkt der ganzen Kugeloberfläche, von welcher das Blickfeld ein Segment bildet, in dem Occipitalpunkt. Dieser liegt in der Primärstellung der Blicklinie auf der Verlängerung der letztern hinter dem Auge dem Blickpunkt gegenüber: den auf solche Weise ausgezeichneten Blickpunkt nennt man den Hauptblickpunkt.

Geht nun das Auge nicht direct aus der Primärstellung und nicht durch Drehung um eine einzige Axe in eine neue Stellung über, so kann man dennoch nach dem Donders'schen Gesetz der constanten Orientirung die neue Stellung durch Drehung aus der Primärstellung und um eine feste Axe hervorgebracht denken. Die aus dem Listing'schen Gesetz berechneten Werthe des zu jedem Werth von h und w gehörigen Winkels r gelten also allgemein, wie auch in Wirklichkeit die Blicklinie in die durch h und w bestimmte Stellung gelangt sein mag.

Die Bedeutung des Drehungsgesetzes für die Gesichtswahrnehmungen erhellt zum Theil schon unmittelbar aus den bisherigen Betrachtungen. Offenbar werden wir uns nämlich in Bezug auf das Lageverhältniss äusserer Objecte dann am leichtesten orientiren können, wenn 1) bei der wiederholten Ueberführung in eine gegebene Augenstellung die einzelnen Punkte eines in dieser Stellung fixirten Objectes immer wieder auf denselben Netzhautpunkten sich abbilden, und wenn 2) beim Uebergang des Blicks von

einem gegebenen Punkt zu einem andern sich das Netzhautbild nur in der Richtung der Bewegung, also geradlinig verschiebt, von welcher Anfangsstellung das Auge ausgehen möge. Das erste dieser Principien, welches wir mit Helmholtz als Princip der leichtesten Orientirung für die Ruhestellungen bezeichnen, ist offenbar durch das Donders'sche Gesetz der constanten Orientirung verwirklicht. Das zweite, welches wir das Princip der leichtesten Orientirung für die Bewegungen nennen wollen, ist durch das Listing'sche Gesetz wenigstens annähernd erfüllt. Jenes Princip fordert nämlich, dass von jeder Augenstellung aus die Drehung um feste Axen erfolge, die in einer einzigen Ebene liegen, auf welcher die Blicklinie senkrecht steht. Diese Forderung ist in der That verwirklicht für alle Bewegungen von der Primärstellung aus. Sie trifft aber nicht mehr vollständig zu für die Bewegungen, die von andern Augenstellungen ausgehen, da hier immer Raddrehungen eintreten, so dass die Punkte des Blickfeldes bei der Bewegung des Auges sich nicht mehr geradlinig verschieben, sondern immer gleichzeitig eine Drehung in Bezug auf den Blickpunkt erfahren. Es ist aber leicht einzusehen, dass die Forderung des zweiten Princips überhaupt nur in dieser Beschränkung erfüllt sein kann, wenn gleichzeitig das erste Princip und das mit ihm zusammenhängende Gesetz der constanten Orientirung verwirklicht sein sollte. Würden nämlich von jeder Stellung aus die Drehungen um constante Axen erfolgen, die in einer zur Blicklinie senkrechten Ebene liegen, so würde es offenbar für jede Richtung der Blicklinie unendlich viele Orientirungen geben, das Donders'sche Gesetz und das Gesetz der leichtesten Orientirung für die Ruhestellungen wäre nicht mehr erfüllt. Unter der Voraussetzung dieses letztern Princips ist aber das Listing'sche Gesetz dasjenige, welches auch für die andern Augenstellungen ausser der Primärstellung der angegebenen Forderung möglichst nahe kommt. Zudem hat die Lage dieser bevorzugten Primärstellung selbst, wie wir noch sehen werden, eine bestimmte Bedeutung für die Gesichtswahrnehmungen.

Um den Drehpunkt des Auges zu bestimmen, ermittelt man nach Donders zuerst die Grösse des Corneadurchmessers und dann den Bewegungswinkel, welcher nöthig ist, um successiv den einen und den andern Endpunkt dieses Durchmessers mit einem und demselben Punkt im äussern Raum zu verbinden. Bei starken Bewegungen des Auges nach auf- und abwärts soll nach J. J. Müller und Berlin der Drehpunkt etwas seine Lage verändern, indem er bei der Erhebung der Blicklinie nach hinten, bei der Senkung derselben nach vorn rücke; nur bei der Drehung des Bulbus in der Horizontalebene soll er wirklich fest bleiben; dagegen konnte Volkmann keinerlei Dislocationen des Drehpunktes beobachten*).

*) Donders und Dojer, Koningkl. Akadem. van Wedensch. XIV. J. J. Müller, über den Drehpunkt des Auges, 1868. Volkmann, Verh. der sächs. Ges., 1869. Woinow, Arch. f. Ophth. Bd. 16, 17. Berlin, ebend. Bd. 17. Weiss, ebend. Bd. 21.

Das Listing'sche Gesetz ergibt, wenn man die Werthe von h und w von der Primärstellung aus rechnet, für die Beziehung dieser Winkel zu dem Winkel r folgende Gleichung:

$$-\text{tgt. } r = \frac{\sin. h \sin. w}{\cos. h + \cos. w}.$$

Uebrigens ist dieses Gesetz nur eine erste Annäherung; insbesondere verliert dasselbe seine Giltigkeit: 1) Bei umfangreichen Drehungen des Auges, also in den Seitentheilen des Blickfeldes; man kann sich diese Abweichungen dadurch erzeugt denken, dass diejenige Linie, um welche von der Primärstellung aus keine Rollung erfolgt, zwar der Blicklinie sehr nahe liegt, aber im Allgemeinen nicht ganz mit ihr zusammenfällt. Wird die Abweichung jener atropen Linie von der Blicklinie grösser, so müssen dann auch merkliche Abweichungen vom Listing'schen Gesetze eintreten. 2) Bei Convergenzbewegungen; stellt man die Blicklinien von der Fernstellung ausgehend convergirend auf einen Punkt ein, so zeigen die Augen, wie Volkmann beobachtete, eine stärkere Rollung, als nach dem Listing'schen Gesetz zu erwarten wäre, und als sie erfahren, wenn die Blicklinien einander parallel um gleich grosse Hebungs- und Wendungswinkel abgelenkt sind. Im Ganzen verhält sich das Auge für Convergenzbewegungen so, als wenn es eine tiefere Primärstellung besässe. Die beiden hier angeführten Abweichungen scheinen übrigens bei verschiedenen Individuen in sehr verschiedener Stärke entwickelt und sogar, wie Beobachtungen von Donders zeigen, bei einem und demselben Individuum etwas variabel zu sein. Wahrscheinlich haben diese Abweichungen von dem Listing'schen Gesetze eine doppelte Bedeutung: Die Abweichungen bei umfangreichen Drehungen dürften aus den mechanischen Bedingungen des Augenmuskelsystems und der Bewegungswiderstände, die Abweichungen bei den Convergenzbewegungen dagegen aus den Bedürfnissen des binocularen Sehens entspringen. Da wir uns nämlich starker Convergenzstellungen hauptsächlich bei der Betrachtung tiefer gelegener Objecte bedienen, so ist es offenbar eine Anpassung an die Bedürfnisse des Sehens, wenn auch die Primärstellung eine tiefere Lage annimmt. Um diejenigen Rollungen um die Gesichtslinie, welche nach dem Listing'schen Gesetze erfolgen, von jenen zu unterscheiden, welche auf Abweichungen von demselben beruhen, erscheint es unter Umständen zweckmässig, dies auch durch die Benennung anzudeuten. Vielleicht dürften die ersteren am besten als die gesetzmässigen, die letzteren als die anomalen Rollungen des Auges zu bezeichnen sein. Endlich findet man, dass das Auge während seiner Bewegungen nicht vollkommen dem Listing'schen Gesetze folgt. Dies lässt sich auf folgendem Wege nachweisen. Entwickelt man durch kurzes Fixiren eines leuchtenden Punktes ein positives Nachbild, so muss, wenn das Listing'sche Gesetz verwirklicht ist, bei der Bewegung von der Primärstellung aus dieses Nachbild eine gerade Linie beschreiben. Dies ist aber in der Regel nicht der Fall, sondern bei allen Bewegungen, bei denen gleichzeitig Hebung oder Senkung und Seitwärtswendung stattfindet, pflegt das Nachbild als eine schwach gekrümmte Lichtlinie zu erscheinen.

Auch von dem Donders'schen Gesetz der constanten Orientirung finden sich kleine Abweichungen. Wenn man das Auge sehr ausgiebige Drehungen ausführen lässt, ehe man es auf einen bestimmten Punkt einstellt, so findet man

zuweilen, dass dasselbe erst nach einiger Zeit seine constante Orientirung annimmt. Wenn man ferner zwei auf einander gelegte Prismen, durch die man parallel den Hypothenusenflächen blickt, so gegen einander dreht, dass eine schwache Schiefstellung der äusseren Objecte eintritt, so erhält man, wenn man einen Gegenstand mit dem einen Auge frei, mit dem andern durch die Prismen ansieht, zunächst gekreuzte Doppelbilder; diese schwinden aber allmälig, und wenn man die Prismen fortnimmt, so erscheinen nun anfänglich Doppelbilder; die äusserste Drehung, die auf diese Weise hervorgebracht werden kann, beträgt nach Helmholtz $3^1/_2$ Grad. Eine weitere Ausnahme erfährt das Gesetz der constanten Orientirung bei seitlicher Neigung des Kopfes. In diesem Falle erfolgt nämlich eine Rollung des Auges um die Gesichtslinie, welche eine der Kopfneigung entgegengesetzte Richtung, demnach offenbar eine compensatorische Bedeutung hat, daher sie auch der Grösse der Kopfneigung nahezu proportional ist (Skrebitzky, Nagel). Doch gilt dies nur bis zu einer gewissen Grenze, indem bei einer Kopfneigung über 50° die Rollung nicht weiter zunimmt (Mulder). *)

Zur Untersuchung der Drehungsgesetze des Auges hat man sich folgender Methoden bedient: 1) Der oben erwähnten Prüfung der Augenstellung mit Hülfe von Nachbildern. Diese von Ruete vorgeschlagene Methode hat Donders zuerst angewandt und mit ihrer Hülfe das Gesetz der constanten Orientirung gefunden. Ausserdem haben sich Ruete, ich selbst und sodann Helmholtz dieser Methode bedient. Man befestigt dabei am zweckmässigsten ein farbiges Kreuz auf einer entfernten grauen Wand, die durch horizontale und verticale Linien in Felder eingetheilt ist, und bestimmt die Winkel, welche jeder der beiden Schenkel des Kreuzes in den verschiedenen Augenstellungen mit den Linien der Wand bildet. Diese Winkel entsprechen den Curven b_1 b_1, c_1 c_1 u. s. w. in Fig. 134. 2) Die Methode der Doppelbilder: hierbei untersucht man die Neigungen, welche die Doppelbilder eines verticalen Stabes bei verschiedenen Augenstellungen annehmen, um aus diesen Neigungen die Raddrehungen zu berechnen. Diese Methode haben Meissner und Recklinghausen zur Prüfung des von Listing vermuthungsweise ausgesprochenen Drehungsgesetzes benützt. Meissner fand mit Hülfe derselben die Primärstellung sowie die Thatsache, dass bei reinen Hebungen und Seitenwendungen von der Primärstellung aus keine Rollung eintrete; für die übrigen Augenstellungen schienen aber Meissner's Beobachtungen das Listing'sche Gesetz nicht zu bestätigen. 3) Die Methode der Beobachtung des blinden Flecks: bei dieser von Fick und Meissner befolgten Methode bestimmt man die Raddrehungen mit Hülfe der Lageänderungen, welche einem geeigneten Gesichtsobject gegeben werden müssen, damit dasselbe bei jeder Blickstellung durch Deckung des blinden Flecks verschwinde **).

*) Donders, holländische Beiträge, Bd. 1, 1848. Skrebitzky, Nagel, ebend. Bd. 17. Schoeler, ebend. Bd. 20. Mulder, ebend. Bd. 21.

**) Meissner, Beiträge zur Physiol. des Sehorgans, 1854, Archiv f. Ophthalm. Bd. 2, Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 8. Fick, Moleschott's Untersuchungen Bd. 5. v. Recklinghausen, Archiv f. Ophthalm. Bd. 5. Helmholtz, ebend. Bd. 9.

2) Zergliederung der Muskelwirkungen. Jeder der 6 Augenmuskeln (Fig. 111 S. 608) dreht das Auge um eine Axe, welche auf einer durch den Ursprungs- und Ansatzpunkt des Muskels gelegten Ebene, der Muskelebene, im Drehpunkte senkrecht steht. Construirt man hiernach die sechs Axen, so fallen von denselben je zwei, nämlich diejenigen der zwei Antagonisten, in ihrer Richtung nahehin zusammen. Stellt Fig. 135 einen horizontalen Durchschnitt des linken Auges dar, so steht die Axe des äussern und innern geraden Muskels im Punkte c auf der Ebene der Zeichnung senkrecht. Bezeichnen wir als Halbaxe einer Drehung diejenige Hälfte einer Drehungsaxe, um welche die betreffende Drehung vom Drehpunkt c aus betrachtet in der Richtung des Uhrzeigers geschieht, so erstreckt sich die Halbaxe des Rectus internus unter die Ebene der Zeichnung, die Halbaxe des Rectus externus über dieselbe. r s r i ist die Axe des obern und untern geraden Muskels, c r s die Halbaxe des obern, c r i diejenige des untern. o s o i endlich ist die Axe der Obliqui, o s c die Halbaxe des Obliquus superior, o i c diejenige des inferior.

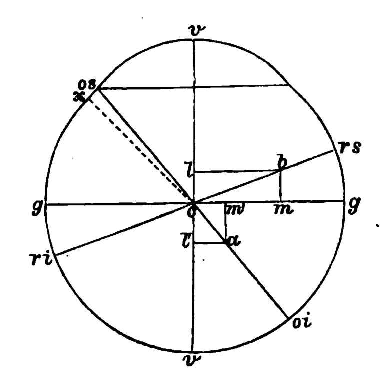


Fig. 135. Drehungscomponenten der Augenmuskeln.

Der äussere und innere gerade Muskel sind die Seitenwender des Auges. Für sich allein wirkend würden sie eine Seitenwendung ohne Raddrehung zu Stande bringen können. Die Heber des Auges sind der Rectus superior und Obliquus inferior. Denken wir uns das Drehungsmoment um die Axe c r s, das der erste dieser Muskeln ausübt, durch eine Länge c b ausgedrückt, so können wir dasselbe für eine augenblickliche Drehung in die zwei Componenten c m und c l zerlegt denken: der Rect. sup. bewirkt also gleichzeitig eine Drehung nach oben und eine Rollung nach rechts. Ebenso können wir uns die augenblickliche Drehung c a des Obliquus inf. in zwei Drehungen um dieselben Axen, c m' und c l', zerlegt denken, von denen die Drehung um die Queraxe g g wie beim vorigen Muskel nach oben, die Rollung um die Blicklinie v v aber nach links erfolgt. Rectus sup. und Obliquus inf. sind also Hülfsmuskeln für die Hebung und Antagonisten für die Rollung des Auges. Hieraus begreift sich, dass, obgleich jeder dieser Muskeln für sich das Auge heben und rollen würde, beide zusammen eine Hebung und Rollung bewirken können. Die Zusammensetzung der resultirenden Drehung c m + c m' aus ihren Componenten c b und c a gilt aber nur für einen Moment der Drehung, denn in einem nächsten Momente hat sich die Axe c r s mit dem Auge nach oben und c o i nach unten gedreht: jede der Muskelaxen beschreibt so einen Theil

einer Kegeloberfläche, trotzdem bleibt die Lage der Drehungsaxe g g während der ganzen Drehung bei den reinen Hebungen der Blicklinie constant: die Drehungen um bewegliche Muskelaxen setzen sich also bei diesen Hebungen zu einer Drehung um eine feste Axe zusammen. Als Senker des Auges wirken der Rectus inferior und Obliquus superior. Ihr Verhältniss entspricht vollständig demjenigen der beiden Heber. Sie unterstützen sich in der Drehung nach unten und sind Antagonisten in Bezug auf die Rollung, nur strebt in diesem Fall der gerade Muskel nach rechts, der schiefe nach links zu rollen; auch hier ist wieder g g die resultirende und fest bleibende Drehungsaxe.

Denken wir uns nun von der Fernstellung aus die Blicklinie nach innen oder aussen gedreht, so ändert sich das Lageverhältniss der Axe g g, um welche die Blicklinie v v nach auf- und abwärts gedreht wird, sowie der Blicklinie selbst, zu den beiden Muskelaxen. Da nämlich bei allen Bewegungen des Auges nur die Ansatzpunkte der Muskeln am Augapfel sich etwas verschieben, ihre Ursprungspunkte in der Augenhöhle aber natürlich fest bleiben, so können auch die Richtungen des Muskelzugs immer nur verhältnissmässig kleine Veränderungen erfahren. Während sich also g g und v v mit dem Auge bewegen, behalten die Muskelaxen nahezu ihre Lage bei. Bei der Wendung nach innen nähert sich daher die Axe g g der Axe der Obliqui, und sie entfernt sich von der Axe der Recti; bei der Wendung nach aussen nähert sich umgekehrt g g der Axe der Recti und entfernt sich von der Axe der Obliqui. Entgegengesetzt verhält sich die Blicklinie, also die Axe der Rollung: diese kommt bei der Wendung nach innen der Axe der Recti, bei der Wendung nach aussen der Axe der Obliqui näher. Wenn demnach das Auge aus einer Stellung nach innen sich hebt oder senkt, so ist das Drehungsmoment der Obliqui in Bezug auf Hebung und Senkung vermehrt, in Bezug auf Rollung vermindert, dagegen ist das Drehungsmoment der Recti in Bezug auf Hebung und Senkung vermindert und in Bezug auf Rollung vermehrt. Da nun aber von Anfang an die Axe der Obliqui der Blicklinie näher liegt, so spricht sich hierin eine Begünstigung der Convergenzstellungen aus. Das Rollungsmoment der Recti kann nämlich bei der Convergenz der Blicklinien nicht so bedeutend werden, um nicht immer noch leicht in der Gegenwirkung der Obliqui eine Compensation zu finden: bei der Convergenz wird daher ein möglichst grosser Theil des gesammten Drehungsmomentes der Muskeln auf die Bewegung der Blicklinie verwendet. Die besondere Anordnung der Augenmuskeln hat also die Bedeutung, dass sie das Auge zu einem vorzüglich für die Convergenz geeigneten Bewegungsapparat macht. In dieser Beziehung sind nun auch die Abweichungen in der Anordnung der beiden Obliqui, die wir in unserer Fig. vernachlässigt haben, nicht zufällig. In Wahrheit deckt nämlich die Richtung der Drehungsaxe des Obliquus sup. nicht vollständig diejenige des inferior, sondern die erste weicht etwas mehr von der Blicklinie ab (sie verläuft etwa in der Richtung c x), liegt dabei aber annähernd

in der Horizontalebene, die zweite liegt in ihrer Projection auf die Horizontalebene der Blicklinie um 5—6° näher, ist aber mit ihrem positiven Ende (o i) etwas unter die Horizontalebene geneigt. Hieraus folgt 1) dass der Obliquus superior bei einwärts gewendeter Blicklinie ein relativ stärkeres Drehungsmoment in Bezug auf Senkung entwickeln wird als der Obliquus inferior in Bezug auf Hebung, dass dagegen 2) der Obliquus inferior bei seiner Wirkung stets gleichzeitig ein Drehungsmoment in Bezug auf die durch c gehende verticale Drehungsaxe entwickelt, durch welche er die Blicklinie nach auswärts zu wenden strebt. Aus diesen beiden Bedingungen folgt, dass Hebungen der Blicklinie sich am leichtesten mit Auswärtswendung, Senkungen derselben mit Einwärtswendung des Blicks combiniren werden. Das Auge ist also speciell für Convergenzstellungen in einer gesenkten Lage der Blickebene eingerichtet. Die physiologische Bedeutung dieses Mechanismus ist unmittelbar einleuchtend. In der Regel befinden sich hoch gelegene Objecte in grosser Entfernung, tief liegende Objecte dagegen in der Nähe. Die Augenmuskeln sind demnach so angeordnet, dass bei den Hebungen und Senkungen diejenigen Convergenzänderungen, welche der gewöhnlichen Distanz der Gegenstände entsprechen, am leichtesten eintreten. In der That beobachtet man, dass, wenn die Blicklinien mässig convergiren, ohne aber auf einen bestimmten Punkt eingestellt zu sein, diese Convergenz sich unwillkürlich bei der Senkung der Blickebene vermehrt und bei ihrer Hebung vermindert. Mit Rücksicht auf die Bedeutung, welche das hier erörterte Princip der Muskelwirkungen für das Sehen in verschiedene Entfernung besitzt, wollen wir dasselbe als das Princip des erleichterten Nahe- und Fernsehens bezeichnen.

Eine weitere physiologische Bedeutung gewinnen die Muskelwirkungen, wenn man sie mit dem Drehungsgesetz combinirt. Aus dem Gesetz der constanten Orientirung folgt nämlich, dass in einer gegebenen Stellung der Blicklinie, wie dieselbe auch entstanden sein möge, immer wieder die nämlichen Muskeln um die gleiche Grösse verkürzt sind. Wir können das hierin sich aussprechende, zuerst von Hering hervorgehobene Princip das Princip der einfachsten Innervation für die Ruhestellungen nennen. Dasselbe entspricht dem Princip der leichtesten Orientirung und ist bei der hohen Wichtigkeit, welche die Innervation der Augenmuskeln für die räumliche Wahrnehmung besitzt (vgl. §. 126), bei der letztern jedenfalls von nicht geringerer Bedeutung. Eine zweite Forderung, die wir als Princip der einfachsten Innervation für die Bewegungen ausdrücken wollen, würde verlangen, dass, um die Blicklinie gleich grosse Wegstrecken im Blickfeld beschreiben zu lassen, immer die nämliche Muskelanstrengung erforderlich sei, in welcher Richtung auch die Bewegung stattfinde. Das hier ausgesprochene Princip könnte selbst dann nicht vollkommen durchgeführt sein, wenn auch das Princip der leichtesten Orientirung für die Bewegungen in voller Strenge Anwendung fände. Denn sogar von der Primärstellung aus, von der sich das Auge wirklich um feste

Axen, die auf der ersten und zweiten Stellung der Blicklinie senkrecht stehen, dreht, ist wegen der Anordnung der Muskeln immer nur die Bewegung in einem und demselben Meridiankreise des Blickfeldes mit einer für eine gegebene Wegstrecke constanten Innervation verknüpft. Zwischen verschiedenen Meridiankreisen zeigt die Innervation für gleich grosse Drehungen eine Abweichung, die zwischen dem verticalen und horizontalen Meridian des Blickfeldes ihr Maximum erreicht. Die besondere Art dieser Abweichung ist bedingt durch jene Anordnung, welche das Princip des erleichterten Nahe- und Fernsehens erfordert. Auch mit den angegebenen Beschränkungen ist aber das Princip der einfachsten Innervation für die Bewegungen von hoher Wichtigkeit, weil dasselbe die Grössenmessung im Gesichtsfelde wesentlich erst ermöglicht.

Die Lage der Muskeln und ihrer Drehungsaxen, die wir oben nur im Allgemeinen angegeben haben, ergibt sich genauer aus den folgenden Zahlen, welche die Ursprungs- und Ansatzpunkte, bezogen auf ein rechtswinkeliges Coordinatensystem, nach den Messungen von Volkmann angeben. Der Nullpunkt des Coordinatensystems liegt im Drehpunkt, die Axe der positiven x ist nach hinten, die Axe der positiven y nach aussen (schläfenwärts), der positiven z nach oben gerichtet. Die Messungen beziehen sich auf die Fernstellung.

	Ansätze			Ursprünge		
	x	y	z	x	y	z
Rectus superior	— 7,63	0	+ 10,48	+ 31,76	— 16	+ 3,6
Rectus inferior	— 8,02	0	— 10,24	+ 31,76	— 16	— 2,4
Rectus externus	— 6,50	+ 10,08	0	+ 34	— 13	+ 0,6
Rectus internus	— 8,48	— 9,65	0	+ 33	— 17	+ 0,6
Tendo obliqui sup.	+ 4,41	+ 2,90	+ 11,05	— 8,24	— 15,27	+ 12,25
Obliquus inferior	+ 7,18	+ 8,71	0	— 11,34	— 11,1	— 15,46

Die älteren Messungen von Ruete stimmen zum Theil mit diesen Zahlen gut überein. Aus den Coordinaten lässt sich berechnen, dass die Axe des Rectus sup. und inf. mit der x-Axe (der Blicklinie) einen ∠ von etwa 66°, die Axe der Obliqui mit derselben einen ∠ von 34—40° einschliesst. Doch erhellt zugleich, dass die Halbaxen jedes dieser Muskelpaare nicht genau die nämliche Richtung haben. Die Abweichungen sind am grössten, in dem vorhin angegebenen Sinne, bei den schiefen Muskeln. Legt man, wie es oben geschehen ist, der Zergliederung der Muskelwirkungen bloss die Lage der Muskeln zum Augapfel zu Grunde, so ist übrigens nicht zu übersehen, dass die so gewonnenen Resultate immer nur approximative sein können, weil dabei die Widerstände nicht berücksichtigt sind, die das Auge bei seinen Drehungen findet. Jeder Widerstand wird voraussichtlich compensirende Muskelwirkungen erforderlich machen, und da Widerstände nach allen Richtungen vorhanden sind, so ist zu vermuthen, dass bei jeder Bewegung ausser den nach ihrer Lage vorzugsweise wirksamen Muskeln auch alle andern in geringem Grade betheiligt sein werden, so dass also bei den

Bewegungen gerade nach oben und unten ausser Rectus sup. und inf. und den Obliqui in geringem Grade Rectus ext. und int. betheiligt sein werden, ebenso bei der Bewegung gerade nach aussen und innen ausser den beiden letzteren Muskeln die beiden andern Muskelpaare. Dies machen auch pathologische Beobachtungen wahrscheinlich, indem die Störung in den Bewegungen irgend eines einzelnen Muskels in gewissem Grad auf alle Bewegungen störend einwirkt. Man ist bis jetzt nicht im Stande die Widerstände, welche das Auge bei seinen Drehungen findet, und welche namentlich in der Befestigung des Bindegewebes und des Opticus bestehen, irgendwie abschätzen zu können. Im Allgemeinen aber lässt sich auf die Grösse derselben daraus schliessen, dass der Umfang der Augenbewegungen ein sehr beschränkter ist, wie solches schon aus dem geringen Umfang des Blickfeldes hervorgeht. Die 80—90°, welche der letztere in den beiden Hauptrichtungen beträgt, vertheilen sich nach Volkmann auf die einzelnen Bewegungen in der Weise, dass von der Horizontallage aus eine Hebung von 35°, eine Senkung von 50°, eine Aussenwendung von 38° und eine Innenwendung von 42° möglich ist, mit welchen Zahlen die Resultate anderer Beobachter ziemlich gut übereinstimmen. Hieraus lässt sich aber berechnen, dass sich die Augenmuskeln höchstens um ein Viertel ihrer Länge verkürzen, nur etwa halb so viel als nach Weber's Bestimmungen die Sceletmuskeln (s. §. 135).

Geht man davon aus, dass die Muskeln des Auges in Bezug auf die Convergenzbewegungen offenbar so angeordnet sind, wie es den Bedürfnissen des binocularen Sehens am meisten entspricht, und dass sogar in den Stellungen der Blicklinie bei Erhebung und Senkung der Blickebene oft unwillkürlich Veränderungen eintreten, die durch jene Muskelanordnung bedingt sind, so liegt der Gedanke nahe, auch die unserm Willen in noch viel höherem Grade entzogenen Rollungen um die Blicklinie auf dasselbe Moment zurückzuführen, und in der That scheint das Gesetz der constanten Orientirung für eine solche mechanische Erklärung einzutreten. Von Fick wurde dieselbe zuerst als Princip der kleinsten Muskelanstrengung im Allgemeinen aufgestellt. Ich habe gezeigt, dass dieses Princip folgendermassen näher formulirt werden kann: Bei einer gegebenen Stellung der Blicklinie wird die Muskelanstrengung dann ein Minimum sein, wenn die entgegenstehenden Widerstände ein Minimum sind. Diese Widerstände bestehen aber in Drehungen und Pressungen der elastischen Theile der Orbita. Jede einzelne elastische Verschiebung kann nun wie ein auszugleichender Beobachtungsfehler in der Wahrscheinlichkeitsrechnung betrachtet werden. Als Bedingung für die Augenstellungen ergibt sich dann, dass die Summe der Quadrate aller Verlängerungen und Verkürzungen der elastischen Elemente, jedes dieser Quadrate multiplicirt mit einem vom Elasticitätscoëfficienten und den Dimensionen des betreffenden Elementes abhängigen Factor, ein Minimum werde. Ich habe dieses Princip, unter der einstweilen gemachten Voraussetzung, dass die Widerstände der übrigen elastischen Theile gegen die Widerstände der Muskeln selbst verschwänden, zu prüfen gesucht theils durch die Berechnung der Muskelwiderstände für verschiedene Augenstellungen, theils durch die Construction eines Modells, an welchem die Muskeln durch elastische Federn repräsentirt waren. Aus beiden Prüfungen schien zu folgen, dass dem Princip in der That eine approximative Gültigkeit zukomme. Zugleich ergab sich hierbei die Bedeutung des Augenmuskelapparats als Convergenzmechanismus mit Begünstigung der Convergenz nach unten. Letztere für die Interessen des binocularen Sehens

sehr wichtige Bedeutung habe ich oben auf einem anschaulicheren Wege, nämlich unmittelbar aus der Lage der Muskelaxen, zu entwickeln gesucht. Was das Princip der kleinsten Muskelanstrengung betrifft, so ist übrigens zu erwägen, dass die hierbei gemachte Voraussetzung jedenfalls nicht strenge richtig ist, insbesondere wird die Anheftung des Augapfels an der Conjunctiva der Augenlider einen nicht zu vernachlässigenden Widerstand bedingen, der mit in Rechnung zu ziehen wäre. Hinsichtlich der Beziehung dieses Princips zum Listing'schen Gesetze ist bemerkenswerth, dass die mathematische Formulirung des letztern Helmholtz zu einem ähnlichen Satze geführt hat, wie ich ihn für das Princip der kleinsten Muskelanstrengung aufgestellt habe, zu dem Satze nämlich, dass, wenn man jede Drehung um die Blicklinie (bez. um die atrope Linie) als einen Fehler betrachtet, die Summe der Fehlerquadrate für alle vorkommenden unendlich kleinen Bewegungen des Auges ein Minimum werden müsse. In der That würden beide Gesetze nothwendig zusammentreffen, wenn die elastischen Widerstände gleichmässig im Umkreis des Augapfels vertheilt wären. Für die Anheftung des Augapfels an der Conjunctiva lässt sich dies wohl annähernd voraussetzen, nicht aber für die Befestigung der Muskeln. Immerhin ergibt sich aber auch aus der Anordnung der Muskeln im Allgemeinen, dass die Bewegungen der Blicklinie, die mit Hebung oder Senkung verbunden sind, dann mit der geringsten überflüssigen Muskelarbeit verknüpft sein werden, wenn die Drehungsmomente der zusammengehörigen Recti und Obliqui um die Blicklinie sich ungefähr das Gleichgewicht halten. Dass dies jedoch nicht strenge realisirt ist, ergibt sich aus den oben (S. 680) erwähnten Beobachtungen, wonach die Blicklinie auch von der Primärstellung aus in der Regel schwach gekrümmte Bahnen beschreibt. Aus der Lage der Muskelaxen erhellt nun, dass der obere und untere Rectus für sich allein die Blicklinie in einer nach innen concaven Bahn, die Obliqui dagegen dieselbe in einer nach aussen concaven Bahn bewegen würden. Eine Bahn, die nach innen concav ist, deutet daher regelmässig ein Ueberwiegen des Rectus, eine Bahn, die nach aussen concav ist, ein Ueberwiegen des Obliquus an. Man kann dies auch an dem oben erwähnten Augenmodell constatiren, an welchem zu diesem Zweck die Zugkräfte der Augenmuskeln durch Gewicht repräsentirt sind *).

Die Drehungen des Auges werden unterstützt durch die Bewegungen des Kopfes im Hinterhauptsgelenk. Letzteres besteht eigentlich aus zwei Gelenken, aus dem Gelenk zwischen Hinterhauptsbein und Atlas, in welchem die Drehungen vozugsweise um eine horizontale Axe erfolgen, und aus dem Gelenk zwischen dem Atlas und zweiten Halswirbel, in welchem die Drehungen um eine verticale Axe geschehen. Durch Combination beider Drehungen können Bewegungen von mässigem Umfang um alle möglichen Axen bewirkt werden. Die Bewegungen des Kopfes sind daher im Allgemeinen nach denselben Principien zu beurtheilen wie die Augenbewegungen, welche durch jene wesentlich unterstützt sind. In secundärer Weise treten sodann die Bewegungen der Halswirbel-

---

*) Fick, Zeitschr. f. rat. Med.. n. F. Bd. 4, Moleschott's Untersuch. Bd. 5. Ruete, ein neues Ophthalmotrop, 1857. Wundt, Archiv f. Ophthalmologie Bd. 8. Hering, Lehre vom binocularen Sehen, 1, 1868. Volkmann, Berichte der Leipziger Gesellsch. d. W. 1869. Küster, Archiv f. Ophthalmologie Bd. 22. Donders, Pflüger's Archiv Bd. 13. Gräfe, in Gräfe und Sämisch Handb. der Augenheilkunde, Bd. 6 (Motilitätsstörungen).

säule und endlich die Ortsbewegungen des ganzen Körpers als Hülfsmittel ein. Bei allen diesen Bewegungen wechselt das Auge seine Lage, so dass successiv der gesammte uns umgebende Raum in den Bereich des Blickfeldes gebracht werden kann.

§. 126. Das monoculare Sehfeld.

Als monoculares Sehfeld bezeichnen wir den Inbegriff der Punkte des Raumes, die von einem einzigen Auge gleichzeitig gesehen werden können. Wir unterscheiden davon den binocularen Sehraum als den Inbegriff derjenigen Punkte, die für beide Augen zusammen gleichzeitig sichtbar sind. Für jenen Raum, der die beiden monocularen Sehfelder, also alle binocular und monocular gesehenen Punkte umfasst, behalten wir den Namen Gesichtsfeld bei. Alle diese Begriffe sind ausserdem von dem schon in §. 125 definirten Blickfeld zu unterscheiden, welches diejenigen Punkte umfasst, die bei festgehaltener Stellung des Kopfes successiv fixirt werden können. Die ganze Fläche endlich, die bei successiver Fixation der einzelnen Punkte des Blickfeldes aus den theilweise in einander verschobenen Gesichtsfeldern des ruhenden Auges sich zusammensetzt, nennen wir das Gesichtsfeld des bewegten Auges.

1) Form des Sehfeldes. Das monoculare Sehfeld ist, gleich dem Blickfeld, annähernd kreisförmig begrenzt; doch ist jedes Sehfeld nach innen und unten durch die vortretende Nase beschränkt. Hierdurch ist der verticale Durchmesser des Sehfeldes kleiner als der horizontale; jener beträgt bei normalen emmetropischen Augen nach Landolt 114—120°, dieser 137—142°, und ebenso beträgt der äussere Theil durchschnittlich 85, der innere nur 50°; geringer ist der Unterschied zwischen der Bewegung nach oben und unten (jene beträgt etwa 55, diese 65°). Die ganze Ausdehnung des Sehfeldes wird grösser, und die angegebenen Unterschiede verschwinden zum Theil, aber nicht völlig, wenn man die Störung durch die vortretenden Gesichtstheile dadurch eliminirt, dass man seitlich gelegene Punkte fixiren lässt, also z. B. einen nach aussen gelegenen Punkt, um für die Messung der Ausdehnung nach innen die Beschränkung durch die vortretende Nase aufzuheben. In diesem Fall fand Landolt den verticalen Durchmesser = 151° (nach oben 73, nach unten 78°), den horizontalen = 160° (nach aussen 85, nach innen 75°). Die Punkte des monocularen Sehfeldes können in jeder möglichen Weise nach zwei Dimensionen angeordnet gedacht werden. Die Anordnung, die wir denselben im einzelnen Fall geben, hängt von später zu erörternden Momenten, namentlich von den in §. 127 besprochenen Wechselbeziehungen der beiden monocularen Sehfelder ab. Die einfachste Form der Auffassung des Sehfeldes, die auch insbesondere da Platz greift, wo alle jene Momente der Beurtheilung fehlen, ist diejenige, dass uns jeder Punkt des Sehfeldes gleich weit entfernt, das ganze demnach als eine Kugelfläche erscheint. Wenn nun das Auge nach dem Listing'schen Gesetz sich bewegt, so legt der Blickpunkt im Blickfeld grösste

Kreise, die Richtkreise, zurück. Alle diese schneiden sich aber im Occipitalpunkt (S. 678). Wenn das Auge die Netzhauterregungen in sein Sehfeld hineinverlegt, so muss daher derjenige Punkt, von welchem aus diese Projection geschieht, jener Durchschnittspunkt der Richtkreise sein. Das Sehfeld ist also eine Fläche, die vom Occipitalpunkt aus betrachtet wird. Wo das Sehfeld beim Fehlen sonstiger Bestimmungsmomente als eine Kugelfläche sich darstellt, ist der Occipitalpunkt der Mittelpunkt dieser Kugel.

Das Sehfeld ist dem Gesagten zufolge eine vom Occipitalpunkt aus entworfene stereographische Projection. Ist O (Fig. 136) der Occipitalpunkt, F der Hauptblickpunkt, und verlegen wir beispielsweise die Punkte des Sehfeldes in eine Ebene A B, so wird der dem Netzhautpunkte n entsprechende Punkt a nach a' projicirt. Würde nun aber das Auge sich drehen, so dass die Blicklinie in die Richtung n a käme, so würde nun der Netzhautpunkt o nach n gerückt sein, und dieser würde jetzt nach α projicirt; die Linie n a ist hierbei jedesmal eine Visirlinie, sie muss durch den Kreuzungspunkt der Visirlinien gezogen werden. Man ersieht so, dass im Allgemeinen die Punkte des Blickfeldes im Sehfeld näher an einander rücken: denn der Netzhautdistanz n o entspricht im Blickfeld eine Distanz α F, im Sehfeld aber nur eine Distanz a' F. Wo wir keine bestimmten Anhaltspunkte für die Gestalt der Projectionsfläche besitzen, da fassen wir dieselbe als eine Kugelfläche auf, diese ist dann aber eine andere für das bewegte, eine andere für das ruhende Auge; für das erstere, das Blickfeld, ist sie die um O F als Durchmesser beschriebene Kugelfläche, für das letztere, das Sehfeld, die mit O F als Halbmesser beschriebene Kugelfläche. Für die Messung der Ausdehnung des Sehfeldes nach verschiedenen Richtungen bedient man sich des auf S. 644 angegebenen Perimeters *).

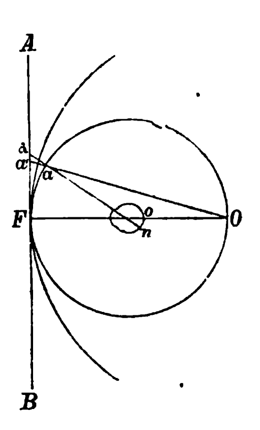


Fig. 136. Projection der Netzhautpunkte im Blickfeld und Sehfeld.

2) Entstehung des Sehfeldes. Wir haben seither das Sehfeld als eine Fläche von unbestimmter Form betrachtet. Es erhebt sich nun aber die Frage, woher überhaupt die Anordnung der Netzhauteindrücke in einer Fläche entstehe. Bei der Aufwerfung dieser Frage geht man von dem psychologischen Satze aus, dass in der Empfindung an und für sich keine räumliche Beziehung enthalten sein könne, sondern dass es überall besonderer Hülfsmittel bedürfe, um Empfindungen in die räumliche Form zu bringen. Die Physiologie kann nun zwei solche Hülfsmittel aufzeigen:

---

*) Aubert und Förster, Archiv f. Ophthalmol. Bd. 3. Snellen und Landolt in Gräfe und Sämisch, Handbuch der Augenheilkunde III, 1.

1) die an die Bewegungen des Auges geknüpften Innervationsempfindungen, und 2) Unterschiede der Empfindung bei gleichbleibendem äusserem Eindruck, die lediglich von dem durch den Reiz getroffenen Ort abhängig sind: wir wollen letztere (ähnlich wie bei der Haut) mit dem Namen der Localzeichen belegen. Dass bei den Bewegungen des Auges Innervationsempfindungen stattfinden, lehrt die Beobachtung, welche zeigt, dass wir insbesondere die Convergenz- und Divergenzbewegungen des Auges sehr deutlich empfinden; ebenso existiren aber locale Unterschiede der Empfindung, welche in ihren gröberen Abstufungen als eine partielle Rothblindheit der Seitentheile der Netzhaut sich darstellen (§. 121).

Die Verlegung der Netzhauteindrücke in der ihnen zukommenden Ordnung in das Sehfeld können wir uns nun durch das Zusammenwirken der Localzeichen und der Innervationsempfindungen entstanden denken. Wenn wir das Auge bewegen, so bewegt sich auch das Bild eines jeden gesehenen Punktes auf unserer Netzhaut, und es verändern sich damit in bestimmter Weise die Localzeichen der Netzhautempfindungen. Zwischen dieser Veränderung der Localzeichen und dem Grad der Bewegungsempfindungen muss sich eine feste Wechselbeziehung herstellen, da jede Bewegung von einer gewissen Grösse und Richtung auch immer wieder dieselbe Veränderung in der localen Färbung der Empfindungen hervorruft. Die räumliche Reconstruction des Netzhautbildes im Sehfeld können wir uns somit, um es kurz auszudrücken, als eine Einordnung der qualitativ abgestuften Localzeichen in ein System intensiv abgestufter Bewegungsempfindungen vorstellen. Ist diese Einordnung einmal geschehen, so kann dann auch das ruhende Auge räumliche Anschauungen vermitteln, obgleich wir für die genauere Auffassung niemals der Augenbewegungen entrathen können. Die Localzeichen sowie die Innervationsempfindungen beider Augen müssen übrigens gewisse Unterschiede zeigen, da wir erfahrungsgemäss unsere beiden monocularen Sehfelder von einander unterscheiden und dadurch namentlich über die Lage der Objecte nach der Tiefe des Raumes Vorstellungen bilden (§. 127).

Die relative Lage, die den Punkten des Sehfeldes zu einander angewiesen wurde, lässt die Lage des ganzen Sehfeldes noch unbestimmt. Darüber was in diesem oben und unten, rechts und links ist, sind auch offenbar aus der relativen Lage der Punkte des Sehfeldes selbst keine Aufschlüsse zu entnehmen, da jene Beziehungen nicht das Lageverhältniss der Theile des Sehfeldes unter sich, sondern zu unserm Körper ausdrücken. Es werden desshalb die Gesichtswahrnehmungen selbst nicht genügen, um die absolute Lage des Sehfeldes festzustellen, sondern es werden hierzu alle jene Wahrnehmungen, welche uns unsern Körper von den äusseren Objecten unterscheiden lehren, insbesondere also die Tast- und Bewegungsempfindungen, mitwirken müssen.

Bis in die neueste Zeit ist unter den Physiologen die nativistische Ansicht herrschend gewesen, dass die Erzeugung eines Bildes auf der Netzhaut auch die

räumliche Perception desselben an und für sich schon in sich schliesse. Zwar hatten von philosophischer Seite Herbart und in neuerer Zeit namentlich Lotze es bereits ausgesprochen, dass das räumliche Sehen nur auf dem Weg einer psychologischen Reconstruction des Räumlichen zu Stande kommen könne, und dass mit dem Netzhautbild an sich nichts erklärt sei, aber da die physiologischen Momente fehlten, um jene Reconstruction des Räumlichen beim Sehacte näher nachzuweisen, so ist Lotze's Kritik von den Physiologen wenig berücksichtigt worden. Ich habe zuerst darauf hingewiesen, dass sich mit Hülfe der localen Färbung der Netzhautempfindungen und der Innervationsgefühle eine den psychologischen Forderungen entsprechende und anderseits mit den physiologischen Erfahrungen genügend übereinstimmende Theorie der Entstehung des Sehfeldes entwickeln lässt. Für den angenommenen Einfluss der Bewegungsempfindungen des Augapfels habe ich folgende Beweismittel beigebracht: 1) Verticale Distanzen erscheinen uns grösser als gleich grosse horizontale, und zwar ungefähr in dem Verhältniss von 4,8 : 4, dies entspricht aber dem durch die Anordnung der Muskeln bedingten Verhältniss der bewegenden Kräfte bei verticaler und horizontaler Bewegung. Die angegebenen Zahlen gelten übrigens nur für die Distanz von Punkten. Bei der Vergleichung der Grösse von Linien finde ich geringere Unterschiede, wahrscheinlich weil wir im letztern Fall im höheren Grad frühere Erfahrungen in Rechnung ziehen. Ebenso lässt sich der Unterschied durch die Uebung in Grössenvergleichungen verringern. 2) Die Längen zweier horizontaler Linien können eben noch unterschieden werden, wenn man die eine etwa $^1/_{50}$ grösser oder kleiner macht als die andere. Ebenso beträgt aber der Bewegungszuwachs, der zu einer vorhandenen Bewegung des Auges hinzutreten muss, damit er eben noch wahrgenommen werde, etwa $^1/_{50}$ dieser Bewegung. Sowohl für die Wahrnehmung von Bewegungsunterschieden als für die Wahrnehmung von Distanzunterschieden gilt also das psychophysische Gesetz, und zwar gilt für beide die nämliche Unterschiedszahl. 3) Die kleinste absolute Entfernung und die kleinste Bewegung des Auges, welche wir unter günstigen Bedingungen eben noch wahrnehmen können, stimmen mit einander überein. Jene kleinste Entfernung beträgt nach S. 644 etwa 1 Winkelminute, die kleinste Bewegung beträgt im günstigsten Fall, wenn nämlich das Auge von der Ruhestellung mit gerade nach vorn gerichteter Gesichtslinie ausgeht, eben so viel (s. §. 128). Hierzu kommt 4) die von v. Gräfe gemachte und durch viele Augenärzte bestätigte Beobachtung, dass das ganze Sehfeld sich verschiebt bei theilweiser Lähmung eines Augenmuskels. So erscheinen z. B. bei theilweiser Lähmung des Musc. abducens alle Gegenstände weiter nach aussen liegend, als sie wirklich sind. Da zur Hervorbringung einer gleich grossen Bewegung eine grössere Muskelanstrengung erforderlich ist, so erscheint der zurückgelegte Weg selber vergrössert.

Ferner ergibt sich der Einfluss der Augenbewegungen aus der folgenden Beobachtung v. Recklinghausen's. Wenn man die Fig. 134 (S. 677) in vergrössertem Maassstabe construirt und dann aus angemessener Entfernung den Punkt a fixirt, so erscheinen die Linien b_1 b_1, c_1 c_1 u. s. w. nicht gekrümmt, wie sie es wirklich sind, sondern gerade. Nun stellt aber die Fig. die Richtlinien dar für die Bewegungen von der Primärstellung aus. Das Auge beurtheilt also die Lageverhältnisse der Punkte im ruhenden Sehfeld nach den Bewegungen. Aus unserer Theorie ist die Erscheinung auf folgende Weise näher zu erklären.

Indem der Fixationspunkt von a nach n eine gerade Linie im Sehfeld verfolgt, wird die räumliche Beziehung zwischen den Punkten a und n festgestellt. Bei derselben Bewegung bildet sich die Beziehung der seitlich von a gelegenen Punkte $\beta\beta$ zu entsprechenden Punkten bei n. Nun liegen aber die Netzhautpunkte $\beta\beta$ nach der Wanderung des Blicks von a nach n nicht in den ihrer ersten Lage parallelen Richtungen $\beta_1\beta_1$, sondern in $\beta'\beta'$ auf der Richtlinie $b_2 b_2$. Mit dem der Bewegung a n entsprechenden Innervationsgefühl verschmilzt somit die Reihe von Localzeichen a n, $\beta\beta'$ u. s. w., d. h. wir urtheilen, dass β' ebenso weit in gerader Richtung von β wie n von a entfernt ist, und da wir überdies urtheilen, dass die Entfernung β'n $=$ βa ist, so müssen wir die Punkte $\beta'\beta'$ vermöge ihrer Localzeichen auf die zu $\beta\beta$ parallele Richtung beziehen.

Schliesslich glaube ich für das Zusammenwirken der Innervationsempfindungen und der Localzeichen auch noch die Art der Ausfüllung des blinden Flecks anführen zu können. Der blinde Fleck ist diejenige Stelle unseres Sehfeldes, bei welcher wir nur auf ein einziges der beiden aufgeführten Hülfsmittel angewiesen sind. Mit der Erregbarkeit für Lichteindrücke fehlen ihm selbstverständlich auch die Localzeichen. Wir projiciren aber trotzdem, da die Innervationsempfindungen erhalten sind, den blinden Fleck in der seinem Gesichtswinkel entsprechenden Grösse in das Sehfeld, füllen jedoch den ihm correspondirenden Theil des letztern mit keinem bestimmten Inhalte aus. So lange wir keine besondere Aufmerksamkeit auf das indirecte Sehen wenden, bemerken wir daher von der Existenz des blinden Flecks gar nichts: unsere Einbildungskraft ergänzt dann die Lücke mit einem dem sonstigen Inhalt des Sehfeldes analogen Inhalt (E. H. Weber). Bei besonderer Aufmerksamkeit nimmt man aber wahr, dass es zwar möglich ist, die Distanz einander gegenüberstehender Grenzpunkte des blinden Flecks zu schätzen, dass man aber mit dem blinden Fleck selber nichts sieht. So bestätigen auch diese Beobachtungen den Einfluss der Innervationsempfindungen auf die Ausmessung des Sehfeldes. Einzelne Beobachter, wie v. Wittich, Funke, nahmen zwar eine Verengerung des Sehfeldes an der Stelle des blinden Flecks wahr, diese scheint aber im Vergleich zur Ausdehnung dieser Stelle nur unerheblich zu sein und würde also bloss andeuten, dass bei Beschränkung auf das eine Hülfsmittel der Innervationsempfindungen die Schätzung der räumlichen Distanzen unvollkommener ist. Andere Beobachter, wie Volkmann, Helmholtz und ich selbst, konnten von einer solchen Verengerung des Sehfeldes überhaupt nichts bemerken.

Es erhellt ohne weiteres, dass die vier Principien, die wir aus den Gesetzen der Augenbewegung entwickelt haben (§. 125), für die hier abgeleitete räumliche Ordnung der Empfindungen von grosser Bedeutung sind. Geradezu unerlässlich ist das Princip der einfachsten Innervation für die Ruhestellungen, da ohne dasselbe eine regelmässige Beziehung der Localzeichen auf Innervationsempfindungen nicht stattfinden könnte. Aber auch das Princip der leichtesten Orientirung für die Ruhestellungen würde sich kaum vermissen lassen, denn bliebe für jede Augenstellung nur ein einzelnes, punktförmiges Localzeichen constant, während die um dasselbe gelegenen durch variable Raddrehung des Auges sich beliebig veränderten, so wäre eine feste Beziehung der Localzeichen und Innervationsempfindungen mindestens in hohem Grade erschwert. Das Princip der einfachsten Innervation für die Bewegungen unterstützt die messende Vergleichung der Raumstrecken, die wir bei ruhendem Auge viel unvollkommener und wahrschein-

lich nur unter der Voraussetzung vorangegangener Bewegungen ausführen. Hiermit hängt aber wieder das Princip der leichtesten Orientirung für die Bewegungen zusammen, nach welchem, während die Bewegung geschieht, das Netzhautbild sich geradlinig verschiebt. Würde dasselbe statt dessen Drehungen von verschiedener Richtung und Grösse erfahren, so würde ein Maass der Entfernungen nur durch eine sehr verwickelte Inbetrachtnahme dieser Drehungen entstehen können. Helmholtz hat die Ordnung der Punkte des Sehfeldes aus dem letzterwähnten Princip sowie aus dem Princip der leichtesten Orientirung für die Ruhestellungen allein abgeleitet und dafür die Innervationsempfindungen, denen er übrigens eine Bedeutung für die Erkennung der Blickrichtung zugesteht, nicht benützt. Diese Annahme nöthigt aber, wie ich glaube, dazu dem einzelnen Localzeichen selbst schon eine räumliche Beziehung beizulegen, d. h. zu der Voraussetzung einer unmittelbaren Raumempfindung, wie sie die nativistische Theorie macht, zurückzukehren. Hierzu kommen dann noch die oben erwähnten directen Beweisgründe, welche für ein Zusammenwirken der Localzeichen und Innervationsempfindungen einzutreten scheinen. Was die Localzeichen betrifft, so nimmt Helmholtz als solche locale Färbungen der Empfindung an, welche zugleich von den durch äussere Eindrücke hervorzurufenden Qualitäten des Lichtsinns gänzlich verschieden seien, so dass also hier die Benützung der nachweisbaren Veränderung der Empfindung auf den Seitentheilen der Netzhaut hinwegfällt. Hierzu wird man allerdings genöthigt, wenn man die Localzeichen an und für sich schon die räumliche Wahrnehmung vermitteln lässt. Dagegen wird die Schwierigkeit einer Annahme von Empfindungsqualitäten, die von den dem Gesichtssinn sonst eigenthümlichen Empfindungen von Grund aus verschieden sind, beseitigt, wenn man, in Uebereinstimmung mit den Grundlagen der psychologischen Theorie, neben den Localzeichen noch andere Hülfsmittel zur Raumconstruction herbeizieht. So werden nach der obigen Hypothese, wenn eine Reihe von Localzeichen a, b, c, d .... durchlaufen wird, dem Uebergang von a nach b, von b nach c .... elementare Bewegungsempfindungen α, β, γ ... entsprechen, die sich beim Ablauf der Localzeichenreihe bis zu einem Glied x zu einer Empfindung A summiren werden. Sollte uns nun die Reihe a, b, c ... oder α, β, γ ... jede für sich schon die Wahrnehmung des räumlichen Nebeneinander liefern, so müsste in jedem einzelnen Glied a oder α schon die Ortsvorstellung enthalten sein, und dies würde allerdings eine der gewöhnlichen Sinnesqualitäten nicht leisten können. Setzen wir dagegen die Raumanschauung erst in die gegenseitige Beziehung der Reihen a, b, c ... und α, β, γ ..., so wird jedes einzelne Glied dieser Reihen einen Charakter tragen können, der uns nicht nöthigen würde, dasselbe auf andere Momente als auf die Eigenthümlichkeiten des objectiven Reizes zurückzuführen, während dagegen die Beziehung der beiden Reihen auf einander, welche nach unserer Theorie das Wesen der Raumconstruction ausmachen soll, etwas ist, was sich objectiv an den Eindrücken niemals in gleicher Weise zusammenfinden kann. So werden denn auch die Unterschiede der Richtungen des Sehfeldes schon daraus erklärlich, dass die localen Färbungen der Empfindung in den verschiedenen Meridianen der Netzhaut mit verschiedener Geschwindigkeit sich abstufen. Dadurch entspricht aber z. B. bei der Bewegung nach oben derselben Localzeichenreihe a, b, c ... eine andere Innervationsreihe α, β, γ ... als bei der Bewegung nach unten u. s. f. Die correspondirenden Localzeichen und Innervationsempfindungen in beiden Augen werden endlich zwar als einander ähnlich,

aber keineswegs als einander congruent aufzufassen sein. Denn wir finden keine zwei symmetrischen Punkte des menschlichen Körpers, die in allen Beziehungen identisch wären. Die geringsten derartigen Unterschiede können aber, wie wir aus andern Erfahrungen wissen, wenn sie für die physiologischen Leistungen der Theile wichtig sind, einen grossen Einfluss erlangen*).

§. 127. Der binoculare Sehraum.

Der binoculare Sehraum unterscheidet sich von den beiden monocularen Sehfeldern wesentlich dadurch, dass er keine Fläche von unbestimmter Form ist, sondern im Allgemeinen eine Ausdehnung nach den drei Dimensionen hat: ebendesshalb bezeichnen wir ihn als Sehraum zum Unterschied von dem Sehfelde. Wir denken uns jede Netzhaut in der Fernstellung des Auges durch auf einander senkrechte Meridiane getheilt, von denen die einen dem Netzhauthorizont parallel, die andern zu demselben senkrecht sind. Wir bezeichnen die ersteren als horizontale, die letzteren als verticale Meridiane. Ferner wollen wir uns die verticalen Meridiane vom Netzhauthorizont an nach oben und unten, die horizontalen Meridiane von dem durch das Netzhautcentrum gelegten verticalen Meridian an nach rechts und links in Winkelgrade getheilt denken. Diejenigen Punkte beider Netzhäute, die auf übereinstimmenden horizontalen und verticalen Meridianen liegen, werden nun correspondirende Punkte genannt. Je zwei Punkte, welche nicht diese übereinstimmende Lage besitzen, werden als disparate Punkte bezeichnet. Ferner wollen wir solche Punkte beider Netzhäute, deren Erregung beim Sehen in unendliche Ferne auf je einen Punkt des binocularen Sehfeldes bezogen wird, Deckpunkte nennen. Alle diese Bezeichnungen können wir auch auf den Sehraum übertragen: correspondirende Punkte des Sehraums werden dann solche sein, die auf correspondirenden Netzhautpunkten, Deckpunkte des Sehraums solche, die auf Deckpunkten der Netzhäute sich abbilden. Dazu kommt aber beim Sehraum noch eine weitere Unterscheidung, indem wir hier die einfach gesehenen von den doppelt gesehenen Punkten trennen müssen. Die Deckpunkte des Sehraums sind die einfach gesehenen Punkte für die Fernstellung des Auges; bei andern Augenstellungen können aber auch disparate Punkte einfach gesehen werden. Es gibt einen einzigen Punkt des Sehraums, welcher stets gleichzeitig ein correspondirender Punkt, ein Deckpunkt und ein einfach gesehener Punkt ist, der Blickpunkt. Diese hervorragende Eigenschaft des Blickpunktes, wodurch derselbe der Orientirungspunkt für den gesammten Sehraum wird, beruht wesentlich auf der Combination der Bewegungen beider Augen. Normaler Weise

*) Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung, 3. Abh.; physiol. Psychologie, Cap. XIV. Helmholtz, physiologische Optik, 3. Abschn. §. 28.

kann niemals die eine Blicklinie unabhängig von der andern gehoben oder gesenkt werden, beide Blicklinien müssen sich daher immer in einem einzigen Punkt des Sehraums durchkreuzen. Die Bewegungen des gemeinsamen Blickpunktes werden zudem mit einem nur durch besondere Anstrengung lösbaren Zwang durch die Acte der Wahrnehmung bestimmt, indem wir jeweils denjenigen Punkt des Sehraums fixiren, auf welchen vorwiegend unsere Aufmerksamkeit gerichtet ist. Wir können desshalb die normale Verbindung der Augenbewegungen nur dadurch lösen, dass wir unsere Augen Bedingungen aussetzen, welche abnorm combinirte Bewegungen fordern: wenn wir z. B. das Sehfeld des einen Auges durch vorgehaltene Prismen (vgl. S. 681) sehr wenig verschieben, so kann, je nach der Art der eingetretenen Verschiebung, bald eine ungewöhnliche Rollung, bald eine abnorme Innenwendung oder Hebung erfolgen, um die beiden monocularen Bilder in ein binoculares zu vereinigen (Helmholtz). Wenn also die Combination der Augenbewegungen auch durch die besondere Anordnung der innervirenden Apparate erleichtert sein sollte, so wird jene doch leicht gelöst, sobald die Bedürfnisse des binocularen Sehens es fordern. Dies spricht dafür, dass schon bei der normalen Combination der Augenbewegungen die Einübung von Bedeutung ist. Unser Bewusstsein von den Bewegungen der Augen besteht aber fast allein in einer ungefähren Kenntniss der mittleren Blickrichtung, d. h. jener Richtung, welche zwischen den Richtungen der beiden Blicklinien annähernd die Mitte hält; von der Richtung der einzelnen Blicklinie dagegen haben wir kein unmittelbares Bewusstsein. Wenn wir also mit beiden Augen l und r (Fig. 137) einen Punkt a fixiren, so beurtheilen wir die Lage dieses Punktes unmittelbar nach der Richtung der Linie m a, welche ungefähr von der Mitte der Grundlinie aus nach dem fixirten Punkte gezogen ist. Sogar wenn wir nur mit einem Auge sehen, verlegen wir, wie Hering bemerkt hat, den Blickpunkt in dieser mittleren Blickrichtung nach aussen. Fixirt man z. B., während das Auge r geschlossen ist, mit l zuerst den ferneren Punkt a' und dann den näheren Punkt a, so scheint, obgleich die Stellung der Blicklinie l a' unverändert geblieben ist, doch der Punkt a' sich nach links zu bewegen, offenbar weil die mittlere Blickrichtung m a' sich um den Winkel a' m a nach links gedreht hat. Ist in a' ein verticaler Faden befestigt, so scheint derselbe beim Uebergang des Blicks von a' nach a nicht nur nach links abzuweichen, sondern auch sich zu drehen im selben Sinne, in welchem die

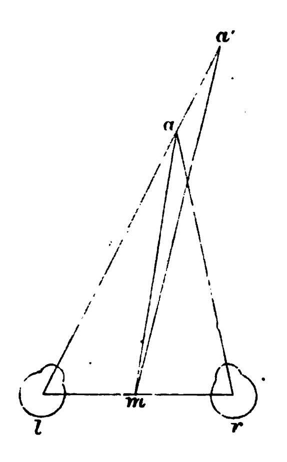


Fig. 137. Projection im binocularen Sehraum.

Raddrehung des geschlossenen Auges r erfolgt, so zwar, dass jene Drehung stets ungefähr die Mitte hält zwischen den Raddrehungen der Augen l und r. Wie wir die Lage des Fixationspunktes nach der mittleren Blickrichtung beurtheilen, so beurtheilen wir demnach die Lage eines Objectes überhaupt nach der mittleren Stellung der beiden Augen. Wir können uns dieses Gesetz leicht veranschaulichen, wenn wir uns den beiden Augen l und r ein einziges cyklopisches Auge bei m substituirt denken, dessen Raddrehungen nach demselben Gesetz erfolgen, wie diejenigen der beiden wirklichen Augen: es werden dann die Netzhautbilder nach den Richtungslinien dieses imaginären Auges in die Aussenwelt projicirt. Die mittlere Blickrichtung kennen wir durch die Innervationsgefühle. Die Lage aller andern Punkte im Sehraum beurtheilen wir lediglich in Bezug auf den Blickpunkt. Zur Feststellung dieser Beziehung dienen die Innervationsgefühle nur indirect, insofern sie nämlich theils bei der Entstehung des monocularen Sehfeldes betheiligt sind, theils durch Verschiebung des Blickpunktes

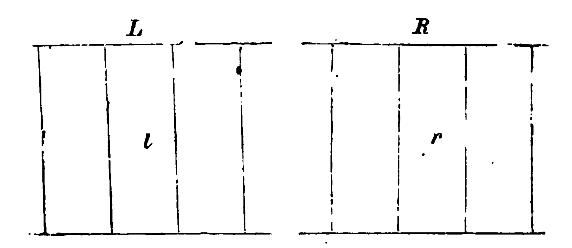


Fig. 138. Richtung der scheinbar verticalen Meridiane im Sehfeld.

eine successive Auffassung verschiedener Punkte des Sehraums vermitteln. Unmittelbar und bei ruhendem Blickpunkt schliessen wir aber auf die Lage der übrigen Punkte im Sehraum bloss aus den Verhältnissen der Bilder in den monocularen Sehfeldern (s. unten 3).

Nächst dem Blickpunkt haben die Deckpunkte eine hervorragende Wichtigkeit. Die Deckpunkte fallen nicht mit den correspondirenden Punkten zusammen, sind aber so angeordnet, dass sie, ähnlich den correspondirenden Punkten, im Sehraum eine Fläche bilden. Betrachtet man die linke Hälfte L der Fig. 138 bloss mit dem linken Auge, so scheinen die verticalen Linien die horizontalen unter einem rechten Winkel zu schneiden; betrachtet man ebenso die rechte Hälfte R dieser Fig. bloss mit dem rechten Auge, so erscheint gleichfalls der Durchschnittswinkel als ein rechter, obgleich bei Betrachtung mit beiden Augen sogleich auffällt, dass die verticalen Linien dort von links nach rechts und hier von rechts nach links geneigt sind. Wenn man nun den Punkt l mit dem linken, den Punkt r mit dem rechten Auge fixirt, so verschmelzen die Zeichnungen L und R im binocularen Sehfeld, und man sieht ein einziges

rechtwinkliges Gitter. Je zwei Punkte der einzelnen Sehfelder decken sich somit im gemeinsamen Sehfeld, wenn sie auf entsprechenden horizontalen und scheinbar verticalen Meridianen beider Augen gelegen sind. Wenn wir die letzteren als die verticalen Meridiane der Deckpunkte bezeichnen, so können wir das Verhältniss der correspondirenden und Deckpunkte auch einfach dahin feststellen, dass die horizontalen Meridiane beider zusammenfallen, dass dagegen die verticalen Meridiane der Deckpunkte von denjenigen der correspondirenden Punkte nach aussen abweichen. Im normalen Auge beträgt diese Abweichung zwischen einem und drei Winkelgraden (Donders).

Denkt man sich die verticalen Meridiane der Deckpunkte in den Sehraum verlegt, so schneiden sie sich für viele Augen ungefähr in der horizontalen Bodenebene. Die letztere ist also in diesem Fall der Ort für die Deckpunkte des Sehraums. Die Objecte, die in dieser Ebene liegen, sind dann beim Sehen in die Ferne dadurch bevorzugt, dass sie sämmtlich einfach gesehen werden. Vielleicht liegt in dieser Thatsache die physiologische Bedeutung des Auseinanderfallens der Deckpunkte und correspondirenden Punkte. Uebrigens kommen in Bezug auf die Grösse der Abweichung der verticalen Meridiane Schwankungen vor. Bei manchen Individuen scheinen die Deckpunkte nahezu mit den correspondirenden Punkten zusammenzufallen. Hier rückt dann die Ebene, welche die Deckpunkte im Sehraum enthält, immer weiter, und für den Fall der vollständigen Identität der Deckpunkte und correspondirenden Punkte wird dieselbe zu einer auf der Blickebene senkrecht stehenden Ebene.

Wenn unser Blick auf nahe Objecte gerichtet ist, so fallen im Allgemeinen nur wenige Punkte derselben ausser dem Blickpunkt mit Deckpunkten zusammen, und ihre Abweichung von den letztern ist, namentlich für Punkte, die ferner vom Blickpunkt gelegen sind, so beträchtlich, dass die Abweichung der Deckpunkte von den correspondirenden Punkten dagegen als verschwindend vernachlässigt werden kann. Es hängt dann weiterhin von besonderen Bedingungen ab, ob bloss die Deckpunkte einfach, alle disparaten Punkte aber doppelt, oder aber ob gewisse disparate Punkte einfach gesehen werden. Im Allgemeinen lässt sich hierüber Folgendes aussagen:

1) Disparate Punkte erscheinen, vorausgesetzt dass ihre Abweichung von den Deckpunkten eine gewisse Grenze (2) überschreitet, doppelt, wenn die Bilder der beiden monocularen Sehfelder so in den binocularen Sehraum verlegt werden, dass sie sich nicht decken. In deutlichen Doppelbildern erscheinen namentlich Punkte, welche vor oder hinter dem Fixationspunkte gelegen sind und mit dem letzteren nicht dadurch, dass sie demselben Object angehören, in directem Zusammenhang stehen. Fixiren z. B. beide Augen (in Fig. 139) den Punkt a, und befindet sich hinter dem Fixationspunkt ein Object b, vor dem Fixationspunkt ein Object b', so erscheinen sowohl b als b' in Doppelbildern. Wenn man durch den Kreuzungspunkt

der Richtungsstrahlen die Linien b β und b′ β′ zieht, so sieht man, dass die Doppelbilder β β nach innen, die Doppelbilder β′ β′ nach aussen vom Endpunkt α der Blicklinien gelegen sind. Um die Lage, welche wir diesen Doppelbildern im äussern Raum anweisen, zu finden, zieht man von jedem Bildpunkt auf der Netzhaut eine Linie durch den Kreuzungspunkt der Visirlinien, in der Richtung der so gezogenen Visirlinie wird dann das betreffende Doppelbild gesehen. Das Bild β des Auges L erscheint daher in der Richtung β c, das Bild β des Auges R in der Richtung β d, von den Bildern β′ β′ dagegen erscheint dasjenige des Auges L in der Richtung β′ f und dasjenige des Auges R in der Richtung β′ e. Wir verlegen die Doppelbilder ungefähr in dieselbe Entfernung, in welcher sich der Blickpunkt be-

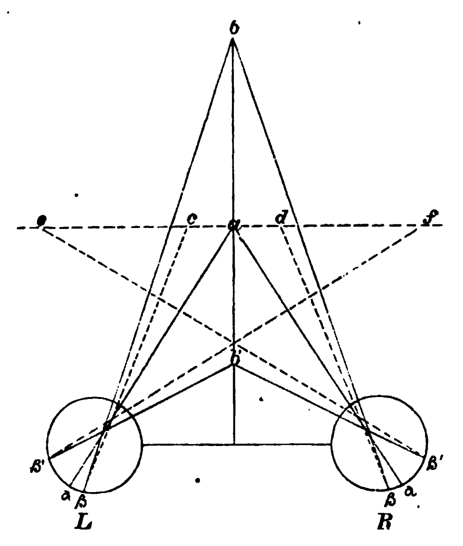


Fig. 189. Lage der Doppelbilder im Sehraum.

findet, da wir ausser diesem in dem vorliegenden Fall keine Anhaltspunkte zur Beurtheilung der Entfernung besitzen: wir sehen daher die Bilder β β in c und d, die Bilder β′ β′ in e und f. Allgemein also liegt jedes der Doppelbilder eines hinter dem Fixationspunkt befindlichen Objectes auf der nämlichen Seite wie das Auge, von welchem es herrührt, die Doppelbilder eines vor dem Fixationspunkt gelegenen Objectes aber haben eine entgegengesetzte Lage. Man bezeichnet desshalb dort die Doppelbilder als rechtseitige, hier als gekreuzte Doppelbilder.

2) Disparate Punkte, deren Entfernung der kleinsten wahrnehmbaren Distanz im monocularen Sehfelde nahe kommt, werden in der Regel nur einfach gesehen. Die Genauigkeit der binocularen Unterscheidung bleibt also im Allgemeinen etwas unter der monocularen, sie kann aber bei besonderer Uebung und Aufmerksamkeit die letztere erreichen.

3) Disparate Punkte erscheinen einfach, wenn sie als einfacher Punkt in den binocularen Sehraum projicirt werden können, und sobald diese Projection wirklich ausgeführt wird. Da das so entstandene einfache Bild im Verhältniss zum Blickpunkt nach der Tiefe des Raumes verschoben erscheint, so ist diese Projection disparater Punkte der monocularen Sehfelder in den binocularen Sehraum ein wesentliches Hülfsmittel der Tiefenwahrnehmung. Wenn ein körperlicher Gegenstand aus der Nähe mit beiden Augen betrachtet wird, so ist das Netzhautbild im rechten Auge verschieden von dem Netzhautbild im linken. Hält man z. B. die rechte Hand so zwischen beide Augen, dass der Handrücken nach rechts und die Handfläche nach links gerichtet ist, so wird nur ein kleiner Theil der Hand, nämlich die Radialseite des Daumens und Zeigefingers, von beiden Augen zugleich gesehen, der grössere Theil des Bildes ist aber in beiden Augen verschieden, denn das rechte Auge sieht nur die Rückenfläche und nichts

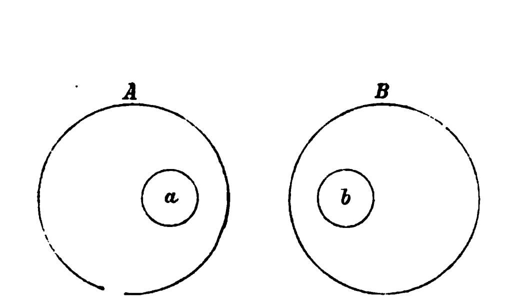


Fig. 140. Stereoskopische Bilder.

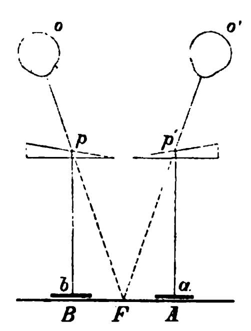


Fig. 141. Das Stereoskop.

von der Volarfläche, das linke Auge sieht nur die Volarfläche und nichts von der Rückenfläche der Hand. Trotzdem erscheinen im gemeinsamen Sehfeld keine zwei verschiedenen Bilder, sondern es wird die Hand als ein Gegenstand, aber als ein körperlich ausgedehnter Gegenstand aufgefasst. Derselbe Effect entsteht, wenn man nicht wirklich einen körperlichen Gegenstand betrachtet, sondern wenn man beiden Augen flächenhafte Bilder darbietet, welche den Projectionen eines körperlichen Gegenstandes entsprechen, vorausgesetzt, dass jedes Auge das ihm entsprechende Bild in der geeigneten Weise fixirt. Wenn z. B. das linke Auge die Zeichnung A (Fig. 140) im Punkte a, das rechte Auge die Zeichnung B im Punkte b fixirt, so erscheint im gemeinsamen Sehraum das Bild eines abgestumpften Kegels mit kreisförmiger Basis. Dieser Erfolg ist leicht erklärlich, da ja, wenn beide Augen wirklich einen solchen Kegel betrachten, das Bild im rechten Auge der Zeichnung B, dasjenige im linken Auge der Zeichnung A entspricht. Weil es schwer ist, mit beiden Augen zwei verschiedene Punkte a und b zu fixiren, so erleichtert man sich diese Beobachtungen durch das

Stereoskop. Dies geschieht bei den gewöhnlich benützten Stereoskopen durch prismatische Gläser. Die Augen o o' (Fig. 141) müssten, wenn sie ohne Stereoskop die beiden Bilder A und B durch Fixiren von a und b in eine körperliche Vorstellung verschmelzen wollten, fast in unendliche Ferne blicken, während doch die zwei Zeichnungen sich in sehr geringer Entfernung vom Auge befinden. Treten nun aber die zwei Prismen p p' dazwischen, so werden die von B und A kommenden Strahlen in den Richtungen p o und p' o' abgelenkt. Beide Augen können also den Punkt F fixiren, und der Effect ist derselbe, als wenn das Auge o den Punkt b und das Auge o' den Punkt a fixiren würde.

Die nativistische Hypothese nahm an, correspondirende Punkte beider Netzhäute vermittelten vermöge einer angeborenen Einrichtung unseres Sehorgans stets nur eine einfache, disparate Punkte stets nur eine doppelte Raumempfindung. Von J. Müller, der diese angeborene Einrichtung in einer Verschmelzung der Sehnervenfasern innerhalb des Chiasmas suchte, wurden daher die correspondirenden Punkte auch als identische Punkte bezeichnet. Diese Annahme wurde zuerst durch die genauere Zergliederung der Tiefenwahrnehmungen und die auf dieselbe gegründete Erfindung des Stereoskops durch Wheatstone erschüttert. Um die stereoskopischen Erscheinungen mit der nativistischen Theorie in Einklang zu bringen, nahm Brücke an, die Verschmelzung geschehe durch sehr rasche Bewegungen des Blickpunktes. Diese Hypothese, die für die erste Entstehung der binocularen Tiefenwahrnehmung wahrscheinlich nicht unrichtig ist, wurde jedoch, insofern sie jeden einzelnen Act des binocularen Einfachsehens zu erklären suchte, durch Dove widerlegt, welcher zuerst fand, dass die stereoskopische Vereinigung disparater Punkte noch bei der instantanen Erleuchtung durch den elektrischen Funken vorkommt, wo Blickbewegungen ausgeschlossen sind. Neuere Verfechter der nativistischen Theorie, wie Panum, E. Hering, sind daher zu sehr complicirten Hypothesen genöthigt gewesen, ohne dass es ihnen gelang, eine consequente, den Einfluss psychologischer Momente, namentlich der Erfahrung, ausschliessende Erklärung zu geben. Die psychologische Theorie vermeidet diese Schwierigkeiten, indem sie die Localisation im binocularen Sehraum aus den nämlichen Principien wie die Entstehung des monocularen Sehfeldes entwickelt. Sie nimmt also an, dass die Beziehung der beiden Netzhäute auf einander im Verlauf des Wahrnehmungsprocesses selbst erst sich ausbilde. Zunächst müssen hierbei die zwei Netzhautcentren einander zugeordnet werden als diejenigen Punkte, die dem stets einfachen Blickpunkt entsprechen. Sodann treten für das Sehen in die Ferne die Deckpunkte in Zusammenhang. Bei den meisten Augen beanspruchen offenbar die auf der Bodenebene befindlichen Objecte vorwiegend die Aufmerksamkeit: Deckpunkte werden daher diejenigen Punkte beider Netzhäute, auf welchen sich die Punkte der Bodenebene abbilden. Beim Sehen mehrerer Objecte endlich wird die Abbildung der beiden Objectpunkte auf disparaten Netzhautstellen zur Erkenntniss der Anordnung der Punkte im Sehraum benützt. Die Zuordnung der Deckpunkte sowohl wie die Erkenntniss der Bedeutung disparater Punkte wird ohne Zweifel durch die Bewegungen des Blickpunktes vermittelt, durch welche in jedem Moment die Einfachheit eines gegebenen Objectpunktes festgestellt werden kann. Nun besitzen wir von den Bewegungen des Blickpunktes Kenntniss durch die Innervationsgefühle, für das ruhende Auge werden aber die Deckpunkte

sowie die disparaten Punkte durch ihre Localzeichen signalisirt: dieselben zwei Hülfsmittel, die wir zur Construction des monocularen Sehfeldes verwenden, dienen uns somit zum Aufbau des binocularen Sehraums. Als Beweise für die psychologische Entstehung des letztern lassen sich im Allgemeinen folgende anführen: 1) Weder die Deckpunkte noch selbst die Blickpunkte sind einander unveränderlich beigeordnet: in Fällen des sog. concomitirenden Schielens werden nicht selten sämmtliche Deckpunkte des schielenden Auges sammt dem Blickpunkt andern Deckpunkten des normalen Auges zugeordnet, so dass trotzdem binoculares Einfachsehen erhalten bleibt. Werden solche Patienten durch Operation von ihrem Schielen geheilt, so sehen sie anfangs bei normaler Stellung der Blicklinien doppelt, allmälig stellt dann aber die gewöhnliche Zuordnung der Deckpunkte sich ein. 2) Wir können mit disparaten Punkten einfach sehen, wie die Erscheinungen des stereoskopischen Sehens beweisen. Wir können aber auch 3) mit Deckpunkten doppelt sehen. Man fixire mit beiden Augen aus einiger Entfernung einen verticalen farbigen Streifen. Schiebt man nun an dessen Stelle eine verticale Ebene, so erscheint ein einfaches Nachbild des Streifens; ist aber die Ebene geneigt, so sieht man sehr häufig statt des einfachen zwei Nachbilder, die im fixirten Punkte sich kreuzen. Hier wird das Bewusstsein veranlasst, das Nachbild jedes Auges auf die geneigte Ebene zu projiciren, wodurch die Bilder correspondirender Punkte auf verschiedene Punkte im äusseren Raume bezogen werden. Das gemeinsame Nachbild wird daher auch nur dann bei diesem Versuch einfach gesehen, wenn es nicht auf die geneigte Ebene projicirt wird, sondern frei in der Luft an der Stelle des betrachteten Objectes erscheint *).

Diese Thatsachen führen uns zu der Schlussfolgerung, dass der Beziehung der beiden Netzhautbilder auf ein äusseres Object ein Process zu Grunde liegt, den wir als eine freilich unbewusst geschehende vergleichende Beurtheilung auffassen können. Diesem Gesichtspunkte lassen sich leicht auch diejenigen Erscheinungen unterordnen, die man beobachtet, wenn beiden Augen verschiedene Farben oder verschiedene Helligkeiten dargeboten werden. Hierher gehören die Erscheinungen des stereoskopischen Glanzes, des Wettstreits der Sehfelder und des binocularen Contrastes.

Der von Dove zuerst beobachtete stereoskopische Glanz entsteht, wenn man beiden Augen verschiedene Farben oder verschiedene Helligkeitsgrade darbietet. Betrachtet man z. B. mit dem einen Auge eine schwarze, mit dem andern eine weisse Fläche im Stereoskop, so erscheint das gemeinsame Bild nicht grau, sondern graphitglänzend, d. h. es erscheint wie ein schwarzer Gegenstand, der helle Objecte unregelmässig spiegelt. Offenbar wird hier das stereoskopische Bild nach der Analogie vorausgegangener Erfahrungen des binocularen Sehens beurtheilt, in denen ein spiegelndes Object betrachtet, dabei aber das Spiegelbild so reflectirt wurde, dass es nur von einem Auge gesehen werden konnte. Der Wettstreit der Sehfelder entsteht, wenn man den zwei Augen im Stereoskop Bilder darbietet, welche auf keine Weise zu einer gemeinsamen Gesichtsvorstellung vereinigt werden können. Hier kann immer nur abwechselnd das eine oder das andere Bild zum Bewusstsein gelangen. Als binocularen Contrast habe ich eine Reihe von Erscheinungen bezeichnet, die mit dem Wettstreit der Sehfelder nahe verwandt sind. Es bestehen dieselben

*) Wundt, Beiträge, Abh. 4.

im wesentlichen darin, dass in beiden Augen Bilder von verschiedener Helligkeit entworfen werden, von denen das eine das andere ganz oder theilweise aus der Vorstellung verdrängt. Diese Verdrängung kann immer entweder auf einen Contrast der beiden Bilder gegen einander oder auf einen ungleichen Contrast derselben zu ihrem Grunde zurückbezogen werden. Einige von Panum beobachtete Erscheinungen, sowie eine Reihe von Wechselbeziehungen zwischen beiden Netzhäuten, die durch Fechner entdeckt worden sind, gehören hierher*).

Durch alle diese Versuche hat das 1838 von Wheatstone erfundene Stereoskop eine grosse Bedeutung für die Theorie des Sehens gewonnen. Es mögen daher die Hauptformen, in denen man dieses Instrument anwendet, hier noch erwähnt werden. Das oben auf S. 699 schematisch dargestellte ist das von Brewster zuerst angegebene gewöhnliche dioptrische Stereoskop. Wheatstone benützte ein Spiegelstereoskop. Dasselbe besteht aus zwei Spiegeln l und r (Fig. 142), die unter einem rechten Winkel zu einander geneigt

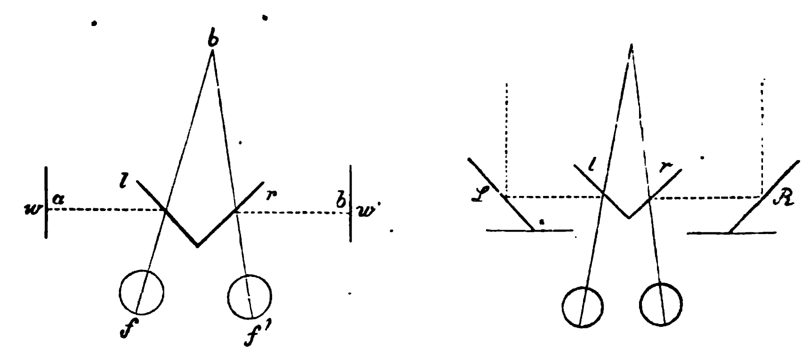


Fig. 142. Spiegelstereoskop nach Wheatstone.

Fig. 143. Telestereoskop nach Helmholtz.

sind. An den zwei einander gegenüber liegenden parallelen Wänden w und w' werden die Zeichnungen befestigt. Entsprechende Punkte a und b beider Zeichnungen werden in der Netzhautmitte f und f' entworfen und in den Blickpunkt b verlegt. Eine Modification dieses Spiegelstereoskops ist das Telestereoskop von Helmholtz (Fig. 143). Dasselbe sucht von wirklichen Objecten, die aber allzu weit von unsern Augen entfernt sind, als dass sie eine unmittelbare Tiefenvorstellung hervorbringen könnten, z. B. von Landschaften, eine solche zu erzeugen, indem es beiden Augen Bilder darbietet, wie sie weiter von einander entfernten Standpunkten entsprechen würden. Dies geschieht durch zwei Spiegelpaare l, r und L, R. Auf L R fallen die Strahlen von aussen auf, werden durch l, r und von da in die Augen reflectirt. Diese verhalten sich nun also dem ent-

*) Dove, Poggendorff's Annalen, Bd. 83. Brücke, Wiener Akademieberichte, 1853. Panum, das Sehen mit zwei Augen, Kiel 1858. Fechner, Abhandl. d. sächs. Ges. d. W. 1860. Wundt, Beiträge, 4. und 5. Abh., physiologische Psychologie, Cap. 14 und 16. Helmholtz, physiolog. Optik §. 32. Vergl. auch oben §. 124.

fernten Object gegenüber gerade so, als wenn sie selbst um die Distanz L R von einander abstünden *).

Der Horopter. Den Inbegriff derjenigen Punkte im äusseren Raum, die auf correspondirenden Punkten beider Netzhäute sich abbilden, hat man in der Regel als Horopter bezeichnet; wir wollen ihn zur Unterscheidung von einer nachher zu erörternden Auffassung dieses Begriffs den Horopter der correspondirenden Punkte nennen. Denkt man sich von jedem Netzhautpunkt eine Richtungslinie in den äusseren Raum gezogen, so ist jeder Punkt, in welchem die Richtungslinien zweier correspondirender Netzhautpunkte sich schneiden, ein Horopterpunkt. Da sich in der Fernstellung des Auges alle Richtungslinien in unendlicher Ferne schneiden, so ist für diesen Fall der Horopter eine in unendlicher Ferne befindliche Ebene. Um für andere Augenstellungen den Horopter zu finden, wollen wir uns, einer von Hering gegebenen geometrischen Construction folgend, in der Fernstellung des Auges die Richtungslinien nach zwei Gruppen von Ebenen geordnet denken: die Ebenen der ersten Gruppe sollen sich sämmtlich in der Grundlinie (674) durchschneiden, die Ebenen der zweiten Gruppe sollen durch den Kreuzungspunkt der Visirlinien in jedem Auge senkrecht zur Visirebene gelegt sein. Die erste Gruppe, die wir als Querschnitte bezeichnen, schneidet die Netzhaut in Meridianen, die dem Netzhauthorizont parallel sind, die zweite Gruppe, die wir Längsschnitte nennen, schneidet dieselbe in Meridianen, die auf dem Netzhauthorizont senkrecht stehen. Solche Querschnitte und Längsschnitte in beiden Augen, welche correspondirende Punkte enthalten, wollen wir als correspondirende Querschnitte und als correspondirende Längsschnitte bezeichnen. In der Anfangsstellung fallen correspondirende Querschnitte beider Augen in eine Ebene und correspondirende Längsschnitte sind einander parallel. Denken wir uns jetzt das Auge in eine neue Stellung übergeführt, so liegen im Allgemeinen die Querschnitte nicht mehr in einer Ebene, und die Längsschnitte sind einander nicht mehr parallel: jeder Querschnitt und jeder Längsschnitt schneidet aber den ihm correspondirenden des andern Auges in einer geraden Linie; alle Durchschnittslinien der Querschnitte bilden zusammen eine Fläche zweiter Ordnung (Cylinder, Kegel, Hyperboloid oder zwei Ebenen), ebenso alle Durchschnittslinien der Längsschnitte. Die Durchschnittslinie beider Flächen ist der Horopter für die betreffende Augenstellung. Befinden sich, um einige specielle Fälle zu erwähnen, die Blicklinien in symmetrischer Convergenz von der Primärstellung aus, so fallen die Netzhauthorizonte mit der Visirebene zusammen, die Durchschnittslinien aller andern Querschnitte liegen in der Medianebene, und die Durchschnittslinien der Längsschnitte bilden den Mantel eines auf der Visirebene senkrecht stehenden Cylinders, der durch die Kreuzungspunkte der Visirebene geht. Horopter ist somit ein durch diese Kreuzungspunkte und den Fixationspunkt gezogener Kreis und eine im Fixationspunkt auf der Visirebene senkrecht stehende Gerade. Convergiren die Blicklinien unsymmetrisch von der Primärstellung aus, so ist der Horopter wieder jener Kreis und eine zu ihm senkrechte Gerade, die letztere liegt aber jetzt seitwärts vom Fixationspunkt. Wenn die Blicklinien in einer andern als der Primärstellung convergiren, so sind nun die Quer- und Längsschnitte zu einander geneigt.

---

*) Wheatstone, Poggendorff's Anm. Bd. 51, Ergänzungsbd. Helmholtz, physiolog. Optik, §. 30.

Doch gibt es für symmetrische Convergenz wieder zwei Querschnitte, welche zusammenfallen, es sind dies aber nicht die Netzhauthorizonte, sondern jene zu den letztern geneigten Querschnitte, welche durch die beiden Kreuzungspunkte gehen; alle andern Querschnitte schneiden sich auch hier in der Medianebene, die Längsschnitte aber in einer schiefen Kegelfläche, welche durch die Kreuzungspunkte und den Fixationspunkt gelegt ist, und deren Spitze unter der Visirebene liegt, wenn die Längsschnitte nach unten convergiren, über der Visirebene im entgegengesetzten Fall. Horopter ist demnach eine in der Medianebene durch den Fixationspunkt gehende, zur Visirebene geneigte Gerade und eine Kreislinie, welche durch die Kreuzungspunkte der Visirlinien und durch einen Punkt jener Geraden hindurchgeht, und welche in einer zur Visirebene geneigten Ebene liegt. In solchen Augenstellungen endlich, in welchen die Quer- und Längsschnitte unsymmetrisch zu einander geneigt sind, ist der Horopter eine durch den Fixationspunkt gehende Curve doppelter Krümmung, die man sich durch den Schnitt zweier Hyperboloide erzeugt denken kann. Eine vollständige analytische Lösung des für diesen Fall ziemlich verwickelten Horopterproblems hat H. Hankel gegeben *).

Von physiologischer Bedeutung ist der Horopter wesentlich nur für die Fernstellung der Augen und etwa noch für die symmetrische Convergenz von der Primärstellung aus. Aber auch diese Bedeutung verliert der Horopter der correspondirenden Punkte bei den meisten Augen durch die in Fig. 134 erläuterte Incongruenz der Netzhäute, die von Recklinghausen aufgefunden und von Helmholtz und Volkmann näher bestimmt wurde. Diejenigen Punkte des Sehraums, in welchen sich die Richtungslinien der Deckpunkte schneiden, wollen wir den Horopter der Deckpunkte nennen. Derselbe ist zuerst von Helmholtz untersucht worden. In der Fernstellung fällt er, wie oben angegeben, bei vielen Augen mit der Bodenebene zusammen, in den andern Augenstellungen ist er vom Horopter der correspondirenden Punkte nicht wesentlich verschieden. Ob jedoch die Neigung der scheinbar verticalen Meridiane vorzugsweise in der Horoptereigenschaft der Bodenebene, wie Helmholtz annahm, ihren Grund hat, ist durch die Untersuchungen von Donders und Moll, nach welchen der Neigungswinkel nicht selten der Entfernung der Bodenebene nicht entspricht, zweifelhaft geworden. Auch bei einem und demselben Individuum beobachtete Donders Schwankungen, die vom Brechungszustand der Augen nicht abhängig waren. Eine ähnliche Incongruenz zwischen den Deckpunkten und correspondirenden Punkten, wie sie für die verticalen Meridiane besteht, wurde von Volkmann und Donders auch für die horizontalen aufgefunden; doch erreicht hier die Abweichung selten $^1/_2{}^0$, und in vielen Augen verschwindet sie völlig. Die letztere Incongruenz kann daher bei der Construction des Horopters unberücksichtigt bleiben **).

---

*) Hering, Beiträge zur Physiologie, Heft 3 u. 4. Hankel, Poggendorff's Annalen Bd. 122.

**) Helmholtz, physiolog. Optik §. 31. v. Recklinghausen, Archiv f. Ophthalm. Bd. 5. Volkmann, physiolog. Unters. im Gebiete der Optik, Heft 2. Donders, Archiv f. Ophthalm. Bd. 21.

§. 128. Die Tiefenwahrnehmung.

Insofern die Tiefenwahrnehmung eine unmittelbare Function des binocularen Sehens ist, haben wir dieselbe im vorigen §. bereits besprochen. Ausserdem kann aber schon das einzelne Auge die Vorstellung der dritten Dimension vermitteln, indem neben der Bewegung der Blicklinien und den stereoskopischen Verschiedenheiten der Netzhautbilder noch andere Momente bei der Erzeugung jener Vorstellung wirksam sind. Es ist daher erforderlich die sämmtlichen monocularen und binocularen Hülfsmittel der Tiefenwahrnehmung in Bezug auf ihren relativen Werth näher zu prüfen. Die wichtigsten dieser Hülfsmittel sind folgende:

1) Der Gesichtswinkel. Er kann natürlich nur bei denjenigen Gegenständen zur Schätzung der Entfernungen beitragen, deren wirkliche Grösse wir annähernd kennen. Wenn wir z. B. einen Menschen in verschiedenen Entfernungen sehen, so urtheilen wir, er sei uns um so ferner, unter einem je kleineren Gesichtswinkel er von uns gesehen wird. Hier geht die aus andern Erfahrungen bekannte Grösse eines Menschen in unsere Vorstellung ein. Bei Gegenständen, von deren wirklicher Grösse wir uns nie eine Anschauung verschaffen können, wie bei der Sonne oder beim Monde, kann uns daher der Gesichtswinkel nichts für die Beurtheilung der Entfernung helfen. Uebrigens dient derselbe vorzugsweise zur Unterscheidung der Distanzen fern gelegener Objecte, bei welchen die übrigen Hülfsmittel der Entfernungsschätzung nicht mehr anwendbar sind. Manche weitere Kennzeichen, wie die Luftperspective, die Entwerfung der Schatten, unterstützen hierbei den Gesichtswinkel.

2) Die Accommodation des Auges. Diese ist natürlich nur innerhalb der Accommodationsgrenzen wirksam. Die Accommodation wird zu einem um so schärferen Unterscheidungsmittel der Distanzen, je mehr sich die Objecte dem Nahepunkt nähern, da nach §. 115 mit der Annäherung an das Auge die Zerstreuungskreise und daher auch die zu ihrer Vernichtung nothwendigen Muskelwirkungen sehr schnell grösser werden. Die Unterscheidung der Entfernungen gründet sich auf das mit der Accommodation für die Nähe verbundene Accommodationsgefühl, welches wahrscheinlich ein Muskelgefühl ist. In Versuchen, bei denen ein Beobachter mit einem Auge durch eine Röhre nach einer entfernten weissen Wand blickte, zwischen welcher und dem Auge ein vertical hängender schwarzer Faden hin- und herbewegt werden konnte, fand ich, dass innerhalb der Accommodationsgrenzen die Unterschiedsempfindlichkeit für die Annäherung erheblich feiner ist als die Unterschiedsempfindlichkeit für die Entfernung, und dass diese erst mit der merklich werdenden Vergrösserung des Netzhautbildes eintritt, während jene davon unabhängig ist *).

---

*) Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinnesw., 3. Abh.

3) Die Bewegung der Augen. Diese kann in doppelter Weise die Auffassung der Entfernungen vermitteln. Wir überblicken häufig die Gegenstände, indem wir über die Fusspunkte derselben unsern Blickpunkt hinbewegen. So messen wir an der Augenbewegung, die zur Bewegung des Blickpunktes erforderlich ist, die relativen Entfernungen. Bewegungen des Kopfes können diese Augenbewegungen unterstützen. Auch hier ist ein Auge zur Erzeugung der Tiefenvorstellung genügend. Weit vollkommener aber wird diese hervorgerufen, wenn wir die Veränderungen des Blickpunktes mittelst der Convergenz- und Divergenzbewegungen beider Augen erzeugen. Diese sind natürlich davon, ob die Gegenstände sichtbare Fusspunkte haben oder nicht, vollkommen unabhängig, und sie liefern uns ausserdem ein feineres Maass der Entfernungen als jedes andere Hülfsmittel. Doch ist auch dieses Maass, wie jedes andere, das wir aus unsern Empfindungen schöpfen, zunächst ein relatives, kein absolutes. Wir können sehr genau unterscheiden, ob ein Object näher oder ferner ist als ein anderes, wir vermögen aber nur unvollkommen anzugeben, wie weit ein Gegenstand entfernt sei. Die Convergenzbewegungen werden innerhalb der Accommodationsbreite durch die Accommodationsbewegungen unterstützt, indem beide in einem solchen Zusammenhang stehen, dass wir auf die Entfernung des Punktes, auf welchen wir unsere Gesichtslinien einstellen, unwillkürlich auch accommodiren. Doch kann dieser Zusammenhang durch absichtliche Uebung gelöst werden.

4) Die stereoskopischen Verschiedenheiten der beiden Netzhautbilder: sie sind im vorigen §. bereits näher betrachtet worden. Die Genauigkeit, mit welcher hierbei die Vergleichung der Netzhautbilder beider Augen geschieht, erreicht die Genauigkeit, mit welcher die kleinsten Abstände von einem und demselben Auge gesehen werden können. Da aber auch die Convergenzbewegungen unter den günstigsten Verhältnissen, nämlich bei der Bewegung von der Fernstellung aus, mit derselben Genauigkeit unterschieden werden (§. 126 Anm.), so liegt hierin ein weiterer Grund zu der Annahme, dass der binoculare Sehraum gleich dem monocularen Sehfeld durch Zusammenwirken der Innervationsgefühle und der Localzeichen sich ausbildet.

Die folgende aus meinen Versuchen zusammengestellte Tabelle gibt eine Vergleichung der relativen Entfernungsschätzung durch Accommodation und durch Convergenzbewegungen.

Entfernung des Fadens vom Auge	Accommodation Unterscheidungsgrenze für		Convergenz Unterscheidungsgrenze für	
	Annäherung	Entfernung	Annäherung	Entfernung
250 Cm.	12	12	—	—
180 „	8	12	3,5	5
160 „	—	—	3	3
100 „	8	11	2	2
80 „	5	7	2	2
50 „	4,5	6,5	1	1

Bei einer Entfernung von 180 Cm. entspricht eine Verschiebung des Blickpunktes um 3,5 Cm. einer Winkeldrehung des einzelnen Auges um 68", was der kleinsten wahrnehmbaren Distanz noch entspricht; die Verschiebung von 1 Cm. bei 50 Cm. Entfernung entspricht einer Winkeldrehung von 250"; beide Drehungen betragen jedoch 1/80 der ganzen Innenwendung, ebenso findet man für die zwischenliegenden Werthe annähernd dieselbe Verhältnissconstante. Die letztere gilt aber auch, worauf wir schon in §. 126 hinwiesen, für die Schätzung linearer Distanzen. Eine binoculare Tiefenwahrnehmung sah Helmholtz schon eintreten, als die beiden Netzhautbilder nur um 60,5" gegen einander verschoben waren. Ueber die absolute Bestimmung der Entfernungen aus der Convergenz der Gesichtslinien sind von Donders Versuche ausgeführt worden. Er fand, indem er bei fixirtem Kopfe im dunkeln Raum die Entfernung eines überspringenden elektrischen Funkens durch den Zeigefinger der rechten Hand zu bestimmen versuchte, den begangenen Fehler durchschnittlich = 8 Proc. der Entfernungsgrösse, und zwar war die Schätzung bald zu gross bald zu klein. Regelmässig zu klein ist dieselbe, wie ich gefunden habe, dann, wenn man eine zuvor gesehene Entfernung auf einem Maassstabe anzugeben versucht; zugleich werden aber hierbei die Fehler bedeutend grösser als in den Versuchen von Donders, und sie wachsen mit der absoluten Entfernung. Durch den überwiegenden Einfluss der Convergenz auf die Entfernungsschätzung ist es bedingt, dass, wie H. Meyer gefunden hat, ein äusseres Object bei gleicher Grösse des Netzhautbildes grösser erscheint, wenn es bei stärkerer Convergenz betrachtet wird *).

3. Der Gehörssinn.

§. 129. Bau des Gehörorgans.

Das Gehörorgan zerfällt in drei Abtheilungen: das äussere, das mittlere und das innere Ohr. Davon dienen die beiden ersten der Zuleitung der Schallwellen, das dritte ist der unmittelbaren Uebertragung derselben auf die den Schall percipirenden Nervenenden bestimmt.

Das äussere Ohr besteht aus der durch ihre vielfachen Erhabenheiten und Vertiefungen ausgezeichneten Ohrmuschel, aus dem schräg von der äussern Ohröffnung nach innen und vorn verlaufenden äussern Gehörgang, und aus dem Trommelfell, einer elastischen Membran, die aussen von einer dünnen Fortsetzung der äusseren Haut, innen von der Schleimhaut der Trommelhöhle überzogen wird, und deren eigenes Gewebe aus sehr festen radiären und circulären Sehnenfasern gebildet ist, von denen die ersteren dem äussern Gehörgang, die letzteren der Trommel-

---

*) Wundt, Beiträge, 4. Abh. Donders, Arch. f. Ophthalmol. Bd. 17. Herm. Meyer, Pogg. Ann. Bd. 85. Wundt, Grundzüge der physiol. Psychologie. In letzterem Werk findet sich eine ausführlichere Darstellung der ganzen Lehre von den Gesichtsvorstellungen.

höhle zugekehrt sind. Das Trommelfell wird durch den Handgriff des Hammers, der dasselbe nach innen zieht, gespannt erhalten: dadurch entsteht eine nabelförmige Vertiefung ungefähr in der Mitte der Membran, welche letztere zugleich, indem die Ringfasern der Geradestreckung der Radialfasern entgegenwirken, eine nach aussen convexe Wölbung annimmt.

Unter dem mittleren Ohr begreift man die Paukenhöhle mit der dieselbe ausfüllenden Kette der Gehörknöchelchen und der in sie einmündenden Ohrtrompete oder Eustach'schen Röhre. Die Paukenhöhle ist ein mit Luft erfüllter unregelmässig rundlicher Raum, an dessen innerer Wand sich die der Zuleitung zum Labyrinth dienenden Oeffnungen befinden, das ovale Fenster, welches in den Vorhof führt, aber durch den Tritt

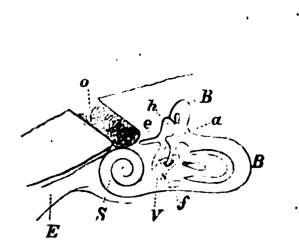


Fig. 144. Schema des mittleren und inneren Ohrs.

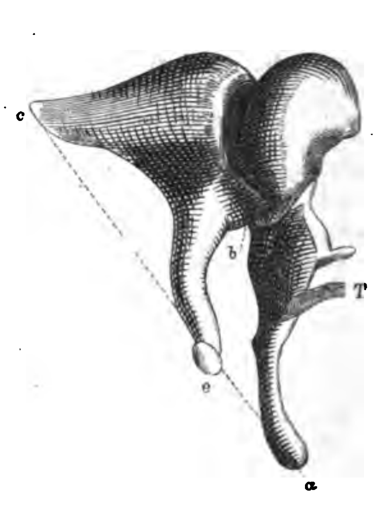


Fig. 145. Hammer-Ambosgelenk.

des Steigbügels (s Fig. 144) verschlossen ist, und das runde Fenster (f), welches nach unten vom vorigen liegt, in die Schnecke führt und durch eine Membran, das Nebentrommelfell, abgeschlossen wird. Die Ohrtrompete (E) ist ein langer, halb knorpeliger, halb knöcherner Verbindungscanal zwischen der Mundhöhle und der Paukenhöhle. In der Paukenhöhle befinden sich die drei Gehörknöchelchen, Hammer, Ambos und Steigbügel. Sie bilden eine Hebelverbindung, deren erstes Stück, der Hammer (h), durch den Hammergriff (e) an das Trommelfell befestigt ist, und deren letztes Stück, der Steigbügel, im Vorhofsfenster steckt, während das mittlere, der Ambos (a), zwischen beiden das Verbindungsglied abgibt. Die Gelenkflächen der drei Gehörknöchelchen sind durch Bänder an einander befestigt. Die wichtigste dieser Gelenkverbindungen ist diejenige zwischen Hammer und Ambos. Die Fig. 145 stellt diese beiden vergrössert von der

Seite der Paukenhöhle aus dar. Die genannte Gelenkverbindung ist ein mit Sperrzähnen (b) versehenes Drehgelenk. Wird das Trommelfell nach einwärts (gegen die Paukenhöhle) bewegt, so werden die Sperrzähne gegen einander getrieben, und es bilden jetzt Hammer und Ambos einen einzigen Knochen; wird dagegen das Trommelfell von der Paukenhöhle aus nach auswärts bewegt, so erschlafft das Kapselband zwischen Hammer und Ambos, und beide Knöchelchen können etwas von einander gelöst werden. Mit den umgebenden Theilen sind die Gehörknöchelchen, ausser durch Bänder und Schleimhautfalten, durch zwei Muskeln verbunden. Der eine derselben, der Trommelfellspanner (T), entspringt im knorpeligen Theil der Ohrtrompete und läuft in einem eigenen Knochencanal der letzteren zu dem Hammergriff, an welchem er sich ansetzt; durch seine Elasticität wird das Trommelfell gespannt erhalten, und die Contraction des Muskels vergrössert diese Spannung. Der zweite, der Steigbügelmuskel, entspringt an der hintern Wand der Trommelhöhle, läuft bogenförmig nach oben und vorn und setzt sich an das Köpfchen des Steigbügels an; bei seiner Contraction wird der Steigbügel nach hinten und innen gezogen und dadurch der Tritt desselben in die ovale Grube gedrückt.

Das innere Ohr oder das Labyrinth ist eine vollständig geschlossene, mit Wasser gefüllte Höhle, die mit Ausnahme der beiden Fenster ganz von knöchernen Wänden begrenzt ist. Es zerfällt in zwei Haupttheile, den Vorhof mit den Bogengängen und die Schnecke. Der Vorhof (V Fig. 144) ist eine rundliche Höhle, die durch die Membran des ovalen Fensters von der Trommelhöhle getrennt ist. Von ihm aus gehen drei in drei auf einander rechtwinkeligen Ebenen liegende Bogengänge (B B); am einen Ende jedes Bogenganges befindet sich eine rundliche Erweiterung (Ampulle). Innerhalb der knöchernen Wände des Vorhofs und der Bogengänge liegen membranöse Hüllen, das häutige Labyrinth, die in ihrer Form ziemlich vollständig dem knöchernen Labyrinthe nachgebildet sind. Das häutige Labyrinth ist von Wasser umgeben und ausgefüllt; im Innern der Säckchen befinden sich ausserdem kleine Kalkconcremente (Otholithen). Die Nervenfasern, welche aus der Zerspaltung des im innern Ohrgang (o) verlaufenden Hörnerven hervorgehen, treten von den Wänden des knöchernen Labyrinths auf die Vorhofssäckchen und die Ampullen und enden an verdickten Stellen derselben, indem sie zwischen die Zellen des innen diese Häute überziehenden Cylinderepithels treten. Aus der innern Fläche dieses Epithels ragen nach M. Schultze's Entdeckung steife elastische Haare, die in eine feine Spitze auslaufen.

Von weit verwickelterem Bau ist die Schnecke (S). Sie besteht aus einem spiralförmig aufgewundenen Canal, der durch eine Scheidewand, die nur an der Spitze eine enge Oeffnung (das Helicotrema) hat, in zwei Theile getheilt ist. Davon mündet der eine Theil, die Vorhofstreppe, in den Vorhof, der andere Theil, die Paukentreppe, endet mit der Membran des runden Fensters gegen die Trommelhöhle. Zwischen beiden Treppen

befindet sich ein von membranösen Scheidewänden begrenzter Raum, die sogenannte mittlere Treppe. Die letztere ist durch zwei Membranen, die gegen die Vorhofstreppe gekehrte sehr zarte membrana vestibularis (Reiss-

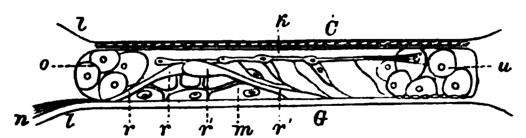


Fig. 146. Verticaler Durchschnitt der mittleren Treppe schematisch. (Die über C gelegene membrana vestibularis ist weggeblieben.) G Grundmembran. C Deckmembran. l l Crista spiralis. n Nervenfasern. r r r' r' Corti'scher Bogen. o, m, u Epithelzellen. k Haarzellen.

ner'sche Membran) und die über der Paukentreppe befindliche Membrana basilaris (Grundmembran G Fig. 146), eingeschlossen. Auf der Grundmembran sind die in Fig. 146 auf einem schematischen Durchschnitt dar-

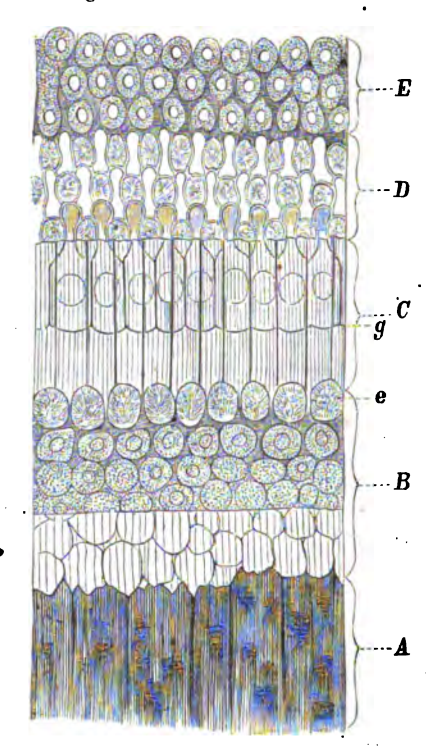


Fig. 147. Corti'sches Organ vom Hunde, von der Vorhofstreppe aus (die Deckmembran entfernt), nach Waldeyer. A Crista spiralis. B Inneres Epithel. e Innere Haarzellen. C Corti'scher Bogen. g Grenzlinie der inneren und äusseren Pfeiler. D äussere Haarzellen. E Aeusseres Epithel der Grundmembran.

gestellten Endapparate des Hörnerven aufgelagert, sie liegen zwischen der Grundmembran selbst und einer andern elastischen, vielfach durchlöcherten Membran, der Deckmembran (membr. tectoria, auch Corti'schen Mem-

bran C). Zwischen der Deckmembran und der Membrana vestibularis befindet sich ein freier von Labyrinthwasser erfüllter Raum. Vom Rand der knöchernen Leiste (Crista spiralis) ll aus treten nun die Nerven (n) in den zwischen G und C befindlichen Raum ein. In diesem unterscheidet man zunächst eine Reihe bogenförmiger Gebilde, die Corti'schen Bogen oder Pfeiler. Jeder Bogen besteht aus einem aufsteigenden Theil r r, dem innern Pfeiler, und aus einem absteigenden Theil r' r', dem äusseren Pfeiler. Diese Bogen, die aus osteogener Substanz bestehen, überwölben einen tunnelartigen, theils von Lymphe theils von Epithelzellen der Grundmembran (m) ausgefüllten Raum. Auf ihnen ruhen mehrere Reihen eigenthümlicher Zellen, die Haarzellen (k), welche mit steifen Borsten versehen sind, und in denen wahrscheinlich die feinsten Nervenfasern endigen. Man unterscheidet eine Reihe innerer Haarzellen (e Fig. 147) und 3—5 Reihen äusserer Haarzellen (D), von denen die ersteren auf dem inneren, die letzteren auf dem äusseren Pfeiler des Corti'schen Bogens (C) aufruhen. Nach innen und aussen stossen an die Haarzellen einfache Epithelzellen an (n und o Fig. 146, E und B Fig. 147).

Von der näheren Beschaffenheit der Haarzellen gibt die Fig. 148 eine Anschauung. Auch für das Gehörorgan gilt hiernach die allgemeine Regel der Nervenendigung in Epithelzellen, und die Nervenendigung in der Schnecke stimmt mit der durch M. Schultze für die Ampullen der Bogengänge nachgewiesenen

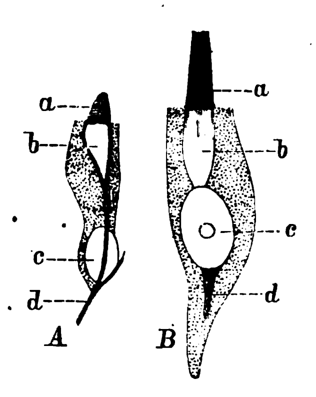


Fig. 148. Isolirte Haarzellen, A vom Hunde, B von der Taube. a Haarschopf, b lichte Stelle im Protoplasma unter dem Haarschopf, c Kern, d eintretende Nervenfaser.

im wesentlichen überein. Dieser Bedeutung der Haarzellen entspricht ihre grössere Ausbildung bei den Säugethieren und namentlich beim Menschen. Erst bei jenen nämlich treten die äusseren Haarzellen nebst den Corti'schen Bogen auf, und während bei den übrigen Säugern nur 3 Reihen äusserer Haarzellen existiren, sind beim Menschen 4—5 Reihen zu finden *).

---

*) Corti, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 3. M. Schutze, Müller's Arch. 1858. Deiters, Untersuchungen über die Lamina spiralis membranacea, 1860.

§. 130. Zuleitung des Schalls.

Soll der Schall zur Auffassung gelangen, so müssen die Schallwellen zu den innerhalb des Labyrinths sich ausbreitenden Endorganen des Hörnerven geleitet werden. Der gewöhnliche Weg, auf welchem dies geschieht, ist der äussere Gehörgang und das mittlere Ohr; man bezeichnet die Leitung des Schalls auf diesem Weg, nach dem wichtigsten Abschnitt desselben. als die Schallleitung durch die Paukenhöhle. Nur sehr intensive Schallwellen oder solche, die von schwingenden Körpern herrühren, welche entweder unmittelbar die Knochen des Kopfs berühren oder, wie z. B. die Zähne, selbst mit diesen zusammenhängen, können direct oder durch die Erschütterung der Kopfknochen auf das Labyrinth und auf die Enden des Hörnerven wirken (Schallleitung durch die Kopfknochen).

Bei der Schallleitung durch die Paukenhöhle dient der äussere Gehörgang zur ersten Auffassung der Schallwellen. Die an die Mündung desselben gestellte Ohrmuschel sammelt den Schall, indem die Schallwellen von ihr gegen die vordere Ohrklappe (den Tragus) reflectirt und von dieser in den Gehörgang geworfen werden. Ausserdem vermuthet man, dass die Schwingungen der Ohrmuschel selbst durch den knöchernen Gehörgang sich auf das Trommelfell fortpflanzen (Rinne). Dazu, dass die Ohrmuschel durch Schallschwingungen, die von jeder Richtung herkommen, leicht in Mitschwingungen gerathe, sind wohl die vielen Unebenheiten derselben besonders dienlich, indem hierdurch der Schall immer auf einzelne Theile der Oberfläche senkrecht, also in der günstigsten Richtung, um Schwingungen zu erregen, auffällt. Beim Uebergang auf das Trommelfell gehen die Verdünnungs- und Verdichtungswellen, die der Schall in der Luft bildete, in sogenannte Beugungswellen über, d. h. das Trommelfell geräth als Ganzes ähnlich wie eine tönende Saite in Hin- und Herschwingungen. Hierbei übertragen die Radialfasern des Trommelfells ihre Spannungsänderungen unmittelbar auf den Griff des Hammers. Diese Wirkung lässt sich als eine Hebelwirkung betrachten. Indem nämlich der Luftdruck senkrecht gegen die Wölbung der Radialfasern gerichtet ist, die er abwechselnd zu vermehren und zu vermindern strebt, bewirkt er hier sehr beträchtliche Ausbiegungen im Vergleich zu den Verschiebungen, welche die Spitze des Hammerstiels erfährt. Ein geringer Werth des Luftdrucks kann daher auch schon einer grossen am Hammergriff angebrachten Kraft das Gleichgewicht halten. Hierbei bleibt jedoch der Steigbügel vor Extremen des Drucks bewahrt, da ein Druck von aussen her höchstens den Hammergriff so weit nach innen drehen kann, bis die Radialfasern gerade gestreckt sind, bei

---

Hensen, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 13. Hasse, ebend. Bd. 17 und 18. Waldeyer, in Stricker's Handbuch der Gewebelehre Bd. 2. (Weitere Literatur vgl. ebend.)

einem Druck von innen her aber das Hammer-Ambosgelenk nachgibt, indem sich die Sperrzähne von einander entfernen, so dass auch bei einem bedeutenden Druck von der Trommelhöhle her der Steigbügel nicht aus dem ovalen Fenster gerissen werden kann. Die Gelenkverbindungen der Gehörknöchelchen haben somit ihre Bedeutung darin, dass sie allzustarke Druckschwankungen vor der Uebertragung auf den Steigbügeltritt mässigen. Bei der Einwärtsbewegung des Trommelfells, wo die Sperrzähne einander klemmen, bilden Hammer und Ambos zusammen einen einarmigen Hebel, der seinen Unterstützungspunkt da hat, wo die Spitze des kurzen Ambosfortsatzes (c Fig. 145) sich gegen die Wand der Trommelhöhle anstemmt, während Angriffspunkt der Kraft der Hammerhandgriff (a) und Angriffspunkt der Last der Stiel des Amboses (e) ist, so dass, da die Excursion des letzteren nur etwa $^2/_3$ von derjenigen des Hammerhandgriffs beträgt, die Grösse des auf den Steigbügel ausgeübten Drucks etwa $1^1/_2$ mal so gross als die Kraft ist, welche auf den Hammerhandgriff wirkt. Wie bei der Uebertragung der Bewegung vom Trommelfell auf den Hammergriff, so wird also auch bei der Uebertragung vom Hammergriff auf den Steigbügel Geschwindigkeit (d. h. Umfang der Bewegung) eingebüsst und Kraft gewonnen. Hierdurch ist bewirkt, dass der Steigbügeltritt nur sehr kleine Excursionen macht, dass er aber mit grosser Kraft die Schwingungen auf das Labyrinthwasser fortpflanzt. Ausserdem kann der Steigbügel selbst sehr kleine Bewegungen gegen den Ambos ausführen.

Die Gehörknöchelchen verhalten sich den Schallschwingungen gegenüber wie ein einziger absolut fester Körper, weil bei der Kleinheit ihrer Dimensionen die relativen Verschiebungen der einzelnen Theile im Vergleich zur Wellenlänge verschwindend klein sind. Aus demselben Grund ist wahrscheinlich das Labyrinthwasser als eine nur im Ganzen bewegte Flüssigkeitsmasse zu betrachten; zur Ausgleichung der in ihm stattfindenden Druckschwankungen dient ohne Zweifel das Nebentrommelfell, welches dadurch zugleich die schallpercipirenden Theile gegen allzu starke Druckwirkungen zu schützen vermag. Dasselbe gilt endlich, wenigstens in Bezug auf die tiefen und mittleren Töne, für die im Gehörgang und der Trommelhöhle enthaltene Luft; bei den höchsten Tönen (zwischen e^{IV} und g^{IV} der musikalischen Scala) kommt aber die Länge des Gehörgangs einer Viertelswellenlänge nahe, und es wird dann der Ton durch Resonanz verstärkt, daher diese hohen Töne, wie z. B. das Zirpen der Grillen, auffallend stark empfunden werden. Nur für das Trommelfell gilt jene von der Kleinheit der Dimensionen hergenommene Regel nicht, weil dasselbe als eine dünne Membran, verhältnissmässig langsamer Schwingungen fähig ist. Diese Schwingungen sind um so stärker, je näher der Eigenton des Trommelfells dem äusseren Ton steht. Es ist daher wahrscheinlich von Wichtigkeit, dass das Trommelfell sowohl durch den Tensor tympani wie durch den Stapedius gespannt werden kann, und also die Fähigkeit besitzt, durch Veränderung seines Eigentons dem Schall sich anzupassen. Die

Binnenmuskeln des Ohres darf man daher wohl als Accommodationsmuskeln für die Zuleitung des Schalles betrachten. Die freie Beweglichkeit des Trommelfells wird durch die Eustach'sche Röhre begünstigt, die, indem sie die Paukenhöhle mit der äusseren Luft in Verbindung bringt, eine Verdichtung oder Verdünnung der in der Paukenhöhle befindlichen Luft beseitigt. Sehr häufig ist jedoch diese Communication aufgehoben, indem die Wandungen der Ohrtrompete, namentlich in dem gegen die Rachenhöhle gekehrten Theil, dicht an einander liegen; es stellt sich dann aber leicht in Folge von Schlingbewegungen, wahrscheinlich durch die hierbei stattfindende Bewegung der Tuba, die Communication her.

In Bezug auf die Schallleitung durch das mittlere Ohr stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach der einen, die von Savart und J. Müller vertheidigt wurde, sollen bis zu den Enden des Hörnerven (also auch im Trommelfell, in der Kette der Gehörknöchelchen und im Labyrinthwasser) Verdünnungs- und Verdichtungswellen existiren. Ihr haben sich noch neuerdings Hensen und Schmidekam sowie Henke wenigstens theilweise angeschlossen. Die ersteren befestigten nach dem Vorgang von Politzer und Lucae an den Gehörknöchelchen leichte Glasfäden als Fühlhebel und sahen dabei die einzelnen Knöchelchen Schwingungen von sehr verschiedener und wechselnder Amplitude ausführen, zuweilen fehlten die Transversalschwingungen gänzlich; H. und S. glauben daher, dass die letzteren mindestens nicht als wesentlich für die Gehörsempfindung betrachtet werden dürfen, sondern dass sich neben ihnen Verdünnungs- und Verdichtungswellen zu den Endapparaten des Hörnerven fortpflanzen. Nach Ed. Weber's Theorie, die namentlich von Helmholtz näher ausgeführt ist, und der wir oben gefolgt sind, existiren vom Trommelfell an nur Beugungswellen, da die knöchernen Theile des Gehörorgans und das Labyrinthwasser wegen der Kleinheit ihrer Dimensionen sich wie incompressible Massen verhalten, die als Ganzes in Schwingungen gerathen.

Die Schwingungen der Gehörknöchelchen brachten Politzer sowie Mach und Kessel zur Anschauung, indem sie an Präparaten Goldstaub oder kleine Spiegel an den Theilen, deren Excursionen beobachtet werden sollten, befestigten. Dabei stellte sich in den Versuchen der beiden letztern Beobachter heraus, dass ein Zug am Tensor tympani die Schwingungen des Trommelfells bei tieferen, nicht aber bei höheren Tönen verringerte; der Stapedius hemmte beide gleichmässig. Mit diesen Beobachtungen lässt sich die von Lucae namentlich aus pathologischen Beobachtungen gezogene Folgerung wohl vereinbaren, dass der Tensor das Trommelfell tieferen, der Stapedins höheren Tönen anpasst. Hiernach scheint den Muskeln des mittleren Ohres die Bedeutung von Accommodationsmuskeln zuzukommen, welche dem Tensor chorioideae in seiner Bedeutung für die Accommodation des Auges zu vergleichen sind. Nur erscheint freilich nach den vorliegenden Versuchen die Accommodation des Ohres als eine viel unvollkommenere, was aber in den functionellen Verschiedenheiten der beiden Sinnesorgane seine hinreichende Erklärung findet. Die Accommodation des Auges dient der Erzeugung scharf umschriebener Bilder; die Unterscheidung der Tonhöhen ist dagegen offenbar nicht an die Spannungen des Trommelfells, sondern an die Function der inneren schallpercipirenden Theile gebunden. Hier handelt es sich also nur um eine Anpassung für die Zuleitung, nicht für die Auf-

fassung des Schalls, welche Anpassung schon darum nur eine ziemlich rohe sein kann, weil sehr häufig hohe und tiefe Töne gleichzeitig auf unser Ohr einwirken. Die Fortpflanzung der Schallbewegung auf das Labyrinthwasser vermochte Politzer nachzuweisen, indem er in das Labyrinth des präparirten Gehörorgans ein mit Wasser gefülltes Manometerröhrchen einsetzte. Bei Verdichtung der Luft in der Trommelhöhle stieg der Druck des Labyrinthwassers um 1½—3 Mm., durch die Luftverdichtung im äussern Gehörgang konnte er bei geöffneter Tuba um ½—1 Mm., nach Durchschneidung des Gelenkes zwischen Ambos und Steigbügel aber nur noch um ¼ Mm. erhöht werden. Ebenfalls eine Druckerhöhung wurde bei Contractionen des Tensor tympani in Folge von Trigeminusreizung beobachtet. Schlingbewegungen veranlassten dagegen eine negative Schwankung von 1—3 Mm. Die Excursionen der membrana tympani secundaria konnte Burnett bei starken Schallwirkungen auf das Trommelfell deutlich an Präparaten beobachten. Bei Verminderung des Drucks im Labyrinth hörten die Schwingungen auf. Wurde dagegen der Druck über eine gewisse Grenze erhöht, so erlosch die Bewegung der Membran zuerst für hohe und dann auch für tiefe Töne. Die Bedeutung der Tuba Eustachii für die Schallleitung ist zum Theil noch Gegenstand der Controverse. Mach und Kessel fanden bei Versuchen, die sie in einem luftdicht verschlossenen Kasten ausführten, dass bei jeder Druckveränderung der äussern Luft das Trommelfell fühlbar aus- und eingetrieben wird und nur langsam in seine frühere Lage zurückkehrt. Dagegen beobachtete Lucae mittelst eines in das Ohr luftdicht eingesetzten Manometers, dass schon ein mässig erhöhter Respirationsdruck das Trommelfell bei jedem Normalhörenden bewegt, und dass dasselbe ziemlich schnell wieder in seine Ruhelage zurückkehrt. Beide Beobachtungen sind vereinbar, wenn man bedenkt, dass die Tuba ein sehr enger Kanal ist, dessen Wände wohl auch auf einige Zeit stellenweise sich an einander legen können. In Betreff der Schlingbewegungen berichtigt Lucae die gewöhnliche Annahme, wonach dieselben unmittelbar die Tuba eröffnen sollen, nach Beobachtungen an einem nasenlosen Individuum dahin, dass die Tubamündung während des Schlingactes selbst geschlossen, dann aber, als Nachwirkung desselben, wahrscheinlich durch eine active Wirkung des Gaumenspanners, geöffnet wird.

Die Schallleitung durch die Kopfknochen hat Ed. Weber studirt, indem er das Trommelfell durch Anfüllen des äussern Gehörgangs mit Wasser schwingungsunfähig machte. Hierbei soll nicht nur die Leitung durch die Paukenhöhle aufgehoben, sondern auch die Leitung durch die Kopfknochen verstärkt werden, wie Lucae vermuthet wegen stärkerer Anspannung des Trommelfells, da er dieses und die Gehörknöchelchen in vergrösserte Schwingungen gerathen sah; doch werden nach Politzer die Druckschwankungen des Labyrinthwassers bei diesem Versuch nicht vermehrt*).

*) J. Müller, Handbuch der Physiologie. Ed. Weber, Berichte der Leipziger Ges. der Wissenschaften. 1851. Politzer, Wiener Sitzungsberichte, 1861, Archiv f. Ohrenheilkunde, Bd. 5. Burnett, Archiv f. Augen- und Ohrenheilkunde, Bd. 2. Helmholtz, Archiv f. d. gesammte Physiologie, Bd. 1. Schmidekam und Hensen, Unters. des Kieler physiol. Instituts, 1869. Henke, Ztschr. f. rat. Med., Bd. 31. Mach und Kessel, Sitzungsber. der Wiener Akadem. 1872—74. Kessel, Archiv f. Ohrenheilk., n. F. Bd. 2. Lucae, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 64, Berliner klinische Wochenschr. 1874.

§. 131. Die Gehörsempfindungen.

Schwingungen der Luft bilden den gewöhnlichen Reiz für unsern Gehörnerven; ausserdem kann dieser durch die meisten allgemeinen Nervenreize, namentlich durch mechanische Erschütterungen und durch den elektrischen Strom, erregt werden. Wir bezeichnen alle jene Luftschwingungen, welche Gehörsempfindungen verursachen, als Schall und unterscheiden als besondere Formen desselben den Klang und das Geräusch. Der Klang ist ein Schall, der gleichmässig und unveränderlich andauert; das Geräusch dagegen besteht aus einem schnellen Wechsel verschiedenartiger Schallempfindungen. Aus verschiedenartigen, einander störenden Klängen lässt sich ein Geräusch zusammensetzen. Der Klang kann daher der einfachen Farbe, das Geräusch dem zusammengesetzten Lichte verglichen werden.

Jeder Klang wird durch eine regelmässig periodische Schwingungsbewegung der Luft erzeugt. Von der Dauer oder Zahl der regelmässig auf einander folgenden Schwingungen hängt die Tonhöhe ab: ein Ton ist um so höher, je kleiner die Schwingungsdauer (die Zeit einer einzigen Hin- und Herbewegung) oder je grösser die Schwingungszahl (die Anzahl der Schwingungen in einer Secunde) ist. Bei einer und derselben Schwingungsdauer kann nun aber eine sehr verschiedene Weite oder Amplitude der Schwingungen bestehen; eine Klaviersaite z. B. macht, wenn man sie anschlägt, anfänglich Schwingungen von grösserer, dann von immer kleiner werdender Amplitude, während doch die Zahl der Schwingungen dieselbe bleibt. Wir beobachten hierbei, dass mit abnehmender Amplitude sich die Stärke des Klangs vermindert. Die Klangstärke wächst also mit der Schwingungsweite. Ausser der Tonhöhe und der Stärke des Klangs unterscheiden wir an demselben noch eine weitere Eigenthümlichkeit, durch die wir meistens die Quelle, von welcher er stammt, unmittelbar mit Hülfe der Empfindung zu erkennen vermögen. Diese Eigenthümlichkeit, durch die wir z. B. wahrnehmen, ob der Klang von einer Violine, Clarinette, Oboe oder von irgend einem andern musikalischen Instrumente herrührt, nennt man die Klangfarbe. Sie beruht darauf, dass eine gleichmässige und periodische Schwingungsbewegung, abgesehen von der verschiedenen Dauer und der verschiedenen Amplitude, auch noch in Bezug auf die Form der einzelnen Perioden differiren kann. So sind z. B. in A und B (Fig. 149) Schwingungsweite und Schwingungsdauer vollkommen gleich, aber die Form der Schwingungen ist in beiden Fällen sehr abweichend.

Wir unterscheiden somit an dem Klang 1) die Tonhöhe, 2) die Klangstärke und 3) die Klangfarbe, und wir haben zurückgeführt 1) die Tonhöhe auf die Schwingungsdauer, 2) die Klangstärke auf die Schwingungsweite und 3) die Klangfarbe auf die Schwingungsform. Diese drei Factoren, die alle Unterschiede der musikalischen Klänge erklären, lassen sich aber,

wie sowohl die objective Untersuchung der Schallbewegung als die subjective Untersuchung der Schallempfindung zeigt, auf bloss zwei, nämlich auf Schwingungsdauer und Schwingungsweite, zurückführen, indem sich nachweisen lässt, dass die Schwingungsform bloss aus einer Superposition von Schallwellen verschiedener Schwingungsdauer und Schwingungsweite besteht, wobei jede einzelne dieser Schallwellen, in die schliesslich die Schwingungsform aufgelöst werden kann, die gleiche einfache Form zeigt. Diese einfache Form der Schallwelle ist in Fig. 149 A dargestellt. Sie ist dadurch gekennzeichnet, dass bei ihr die Hin- und Herbewegung der Lufttheilchen genau der Pendelbewegung entspricht, d. h. dass die Geschwindigkeit eines jeden schwingenden Theilchens nach demselben Gesetze wie die Geschwindigkeit des Pendels zuerst nach der einen Richtung und dann nach der entgegengesetzten Richtung zu- und wieder abnimmt.

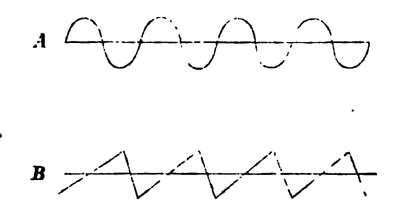


Fig. 149. Schwingungen von verschiedener Form.

Das Resultat einer solchen pendelartigen Bewegung der Lufttheilchen nennen wir einen einfachen Ton. Der einfache Ton kann nur nach Höhe und Stärke (Schwingungsdauer und Schwingungsweite) verschieden sein. Unsere musikalischen Instrumente zeigen immer mehr oder weniger Klangfarbe, geben also nie wirklich einfache Töne. Dagegen lässt sich eine Bewegung der Luft erzeugen, die der pendelartigen Bewegung sehr nahe kommt, wenn man eine angeschlagene Stimmgabel vor eine Resonanzröhre hält, welche auf den Ton der Stimmgabel abgestimmt ist. Solch ein einfacher Ton klingt sehr weich und dumpf und hat am meisten Aehnlichkeit mit dem Ton der Flöte oder dem U der menschlichen Stimme. Ein zusammengesetzter Ton oder ein Klang entsteht nun, indem die Schallquelle gleichzeitig mehrere Wellensysteme von verschiedener Schwingungsdauer und Schwingungsweite erzeugt, die, indem sie sich summiren, eine Schwingungsform geben, welche von der Pendelform der einfachen Töne abweicht. Nehmen wir z. B. an, die Schallquelle bringe zwei einfache Töne hervor, von denen der eine die doppelte Schwingungszahl, aber eine viel geringere Schwingungsweite hat, wie dies in Fig. 150 durch die beiden mit unterbrochenen Linien gezeichneten Curven dargestellt ist, so wird der zusammengesetzte Ton die Schwingungsform der ausgezogenen Curve haben. Eine solche Schwingungsform kann man z. B. erzeugen, wenn man eine Saite so in Schwingungen versetzt, dass zunächst die Saite

als ganze, dann aber auch jede Hälfte derselben in schwächerem Grade für sich schwingt. Die Schwingungen der ganzen Saite erzeugen den grösseren, die Schwingungen ihrer Hälften erzeugen den kleineren, doppelt so häufigen Wellenzug. Aehnlich lässt sich neben der ganzen Saite jedes Drittheil, Viertheil u. s. f. in besondere Schwingungen versetzen. Auf diese Weise entstehen an allen musikalischen Instrumenten neben dem einfachen Ton, dem Grundton, immer schwächere Nebentöne, oft in sehr grosser Zahl, die dann sehr complicirte Schwingungsformen geben. Diese Nebentöne sind aber, wie aus dem Vorhergehenden erhellt, stets höhere Töne als der Grundton, weshalb man sie auch als Obertöne bezeichnet, und ihre Schwingungszahl steht zu derjenigen des Grundtons stets in einem einfachen Verhältnisse. Jede beliebige regelmässig periodische Schwingungsform kann also aus einer Summe von einfachen Schwingungen zusammengesetzt werden, deren Schwingungszahlen ein-, zwei-, drei-, vier- u. s. w. mal so gross sind als die Schwingungszahl der gegebenen Bewegung.

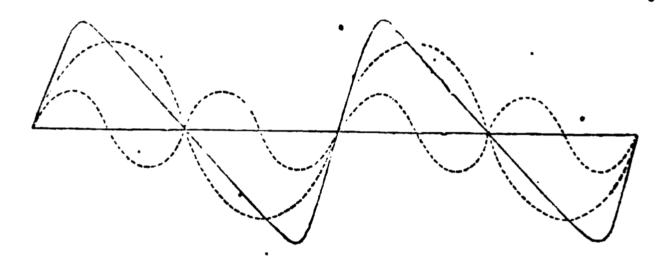


Fig. 150. Superposition einfacher Schwingungen.

Wir bringen die einfachen Töne schon unmittelbar in der Empfindung in eine Reihe, die Tonreihe, indem wir nicht nur die grössere und geringere Schwingungsdauer als Tiefe und Höhe der Töne unterscheiden, sondern indem wir auch zugleich den Grad der Tonhöhe in der Empfindung feststellen. Der Ausdruck dieses quantitativen Maasses der Tonhöhen ist die musikalische Scala. Die Hauptabstufungen, welche dieselbe unterscheidet, sind mit den Verhältnissen ihrer Schwingungszahlen folgende:

Grundton	Secunde	Gr. Terz	Quart	Quinte	Gr. Sext	Septime	Octave
1	$^9/_8$	$^5/_4$	$^4/_3$	$^3/_2$	$^5/_3$	$^{15}/_8$	2

Auf je eine Schwingung des Grundtons kommen $^9/_8$ der Secunde, $^5/_4$ der grossen Terz u. s. w. Diese Verhältnisszahlen bleiben für die ganze musikalische Scala die nämlichen, d. h. gleichen relativen Zunahmen der Schwingungszahlen entsprechen gleiche absolute Abstufungen der Tonhöhen. Somit gilt das psycho-physische Gesetz, welches wir bei der Intensität fast aller Empfindungen aufgefunden haben, auch für die Qualität der Tonempfindungen.

Wie die Schwingungsform eines Klangs objectiv in eine Reihe einfacher Töne mit pendelartigen Schwingungen zerlegt werden kann, ebenso vermag auch das Ohr aus dem Klang die einfachen Töne, die ihn zusammensetzen, herauszuhören. Aus dem oben entwickelten Gesetz, wonach jeder Ton von Obertönen mit der 2, 3, 4fachen Zahl Schwingungen begleitet ist, folgt, dass der zweite, vierte und achte Partialton höhere Octaven des Grundtons sind, während der dritte Partialton die Duodecime (die Quinte der nächst höhern Octave) des Grundtons, der sechste die höhere Octave dieser Duodecime, der fünfte die Terz und der siebente die s. g. verminderte Septime ($^7/_4$) der zweiten höhern Octave des Grundtons ist. Man kann diese Nebentöne, von denen jedoch die höheren meistens sehr schwach sind, wahrnehmen, wenn man auf einem musikalischen Instrument zuerst den betreffenden Oberton für sich angibt und dann den Klang, in welchem derselbe zu unterscheiden ist. Noch leichter wird die Unterscheidung durch die Anwendung von Resonatoren. Es sind dies Hohlkugeln oder Röhren mit zwei Oeffnungen, deren eine in den Gehörgang gesteckt, die andere nach der Schallquelle gerichtet wird. Die Luft in diesen Resonatoren schwingt in denselben Perioden wie die äussere Luft, nur ist die Intensität der Pendelschwingungen desjenigen Theiltons, der dem Eigenton des Resonators entspricht, bedeutend verstärkt. Mittelst solcher Resonatoren kann man sogar aus Geräuschen einzelne Partialtöne deutlich heraushören. Doch wird hier die Auffassung der Töne dadurch gehindert, dass die einzelnen Töne nicht wie im Klang ruhig neben einander fliessen, sondern dass sie gegenseitig sich stören. Die Einzeltöne eines Geräusches sind nämlich nicht um bestimmte Vielfache eines Grundtons von einander unterschieden, sondern in dem Geräusch sind Töne mit einander gemischt, deren Schwingungen in ganz unregelmässigen Zahlenverhältnissen zu einander stehen. Namentlich also klingen auch solche Töne neben einander, deren Schwingungszahlen wenig von einander differiren. Diese Töne erzeugen Dissonanz, und das Geräusch besteht daher aus mehr oder weniger gehäuften Dissonanzen.

Das Wesen der Dissonanz hängt mit den Erscheinungen der Interferenz der Töne zusammen. Wenn zwei Töne von derselben Zahl und Amplitude der Schwingungen erklingen, deren Schwingungsperioden zugleich vollständig zusammenfallen, so hört das Ohr nur einen Ton, aber in verdoppelter Stärke. Wenn dagegen die zwei gleichen Töne (a b und c d, Fig. 151) um eine halbe Wellenlänge gegen einander verschoben sind, so dass der Wellenberg des einen mit dem Wellenthal des andern zusammenfällt und umgekehrt, so heben die zwei entgegengesetzten Luftbewegungen sich auf, und das Ohr hört keinen Ton. Laufen nun aber zwei Wellenzüge neben einander her, deren Schwingungszahlen nicht völlig übereinstimmen, so wird weder jemals eine gleichmässige Verstärkung noch eine gleichmässige Schwächung des Tons entstehen können, sondern es werden unter allen Umständen Verstärkung und Schwächung des Tons mit

einander abwechseln. Nehmen wir z. B. an, es liefen zwei Wellenzüge neben einander her, die um eine Schwingung in einer gegebenen Zeiteinheit verschieden seien (a b und c d Fig. 152), so wird ein Wellenberg des einen Tons einmal (bei b und d) mit einem Wellenthal und einmal (bei a und c) mit einem Wellenberg des andern Tons zusammentreffen, es wird also eine Ab- und Zunahme des Klangs in der Zeiteinheit erfolgen, und es ist einleuchtend, dass, wenn die beiden Wellenzüge um zwei, drei, vier Schwingungen verschieden sind, auch zwei, drei, vier Ab-

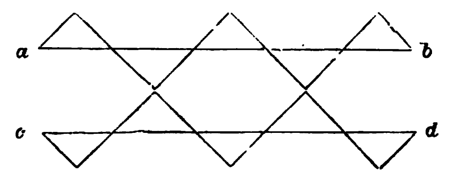


Fig. 151. Interferenz der Schallwellen.

und Zunahmen eintreten. Man bezeichnet diese durch partielle Interferenz erzeugten Ab- und Zunahmen der Klangstärke als Schwebungen. Zwei zusammenklingende Töne erzeugen eben so viel Schwebungen in der Secunde, als ihre Schwingungszahlen verschieden sind. Der unangenehme Eindruck, welchen die Dissonanz hervorruft, hat in den Schwebungen seinen Grund. Folgen sich die Schwebungen sehr rasch, gehen namentlich mehrere Schwebungen verschiedener Tonmassen neben einander her, so wird es dem Ohr unmöglich die einzelnen Töne von einander zu unterscheiden,

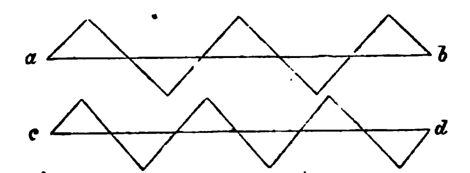


Fig. 152. Entstehung der Schwebungen.

und der Klang geht allmälig in ein rasselndes Geräusch über. Die Dissonanz ist am schärfsten, wenn etwa 30 Schwebungen in der Secunde vorhanden sind, betragen dieselben gegen 130 in der Secunde, so verwischt sich die Dissonanz, indem die Schwebungen nicht mehr wahrgenommen werden.

Bei den musikalischen Klängen sind es gewöhnlich nicht die einfachen Töne für sich, welche Schwebungen erzeugen, sondern diese entstehen fast immer durch die ihnen die Klangfarbe gebenden Obertöne. Es ist klar, dass, wenn zwei mit Obertönen versehene Klänge zusammen angegeben werden, Schwebungen entstehen können, sobald je zwei Obertöne der beiden Klänge oder der Grundton des einen Klangs und ein Oberton

des andern sich hinreichend nahe liegen. Zwei Töne, die um eine Octave, Duodecime oder Quinte von einander abstehen, bilden keine Schwebungen, indem die ihnen sich beimengenden Obertöne hinreichend verschieden sind. Die übrigen musikalischen Intervalle erzeugen dagegen mehr oder weniger starke Schwebungen, am meisten unter ihnen nähert sich die Quarte der vollkommenen Consonanz, nach ihr erst die grosse Sexte und grosse Terz, zuletzt die kleine Terz ($^6/_5$) und kleine Sexte ($^8/_5$).

Neben den Obertönen kann, namentlich bei den tieferen Tönen der musikalischen Scala, noch eine zweite Sorte von Tönen Ursache von Dissonanzen werden. Es sind dies die sogenannten Combinationstöne. Sie zeichnen sich dadurch vor den Obertönen aus, dass sie nicht bei einem einzigen Klang, sondern nur beim Zusammentönen zweier Klänge vorkommen. Das Auftreten dieser Töne hat darin seinen Grund, dass das Gesetz, wonach verschiedene Schwingungsbewegungen der Luft sich einfach addiren, seine strenge Gültigkeit verliert, sobald die Schwingungen nicht mehr sehr klein sind. Dann nämlich entstehen, wenn zwei Töne zusammen angegeben werden, ausser der Luftbewegung, welche den beiden einzelnen Schwingungsbewegungen entspricht, noch als resultirende Effecte schwächere Schwingungen, die theils gleich der Differenz, theils gleich der Summe der Schwingungen beider Einzeltöne sind. Die Combinationstöne zerfallen daher in Differenztöne und in Summationstöne; beide können sowohl durch die Grundtöne als durch Obertöne derselben hervorgerufen werden, und man unterscheidet darnach Combinationstöne erster und höherer Ordnung, von denen die letzteren natürlich die weitaus schwächeren sind. Es leuchtet ein, dass die Combinationstöne gerade so wie die Obertöne die Ursache von Schwebungen werden können, sobald nur die Schwingungszahlen derselben wenig von einander differiren.

Vermöge seiner Lagerung in dem knöchernen Gehäuse des Felsenbeins ist der Hörnerv den allgemeinen Nervenreizen weniger zugänglich, als die übrigen Sinnesnerven. Doch entsteht bei sehr starker mechanischer Erschütterung des Ohrs eine Gehörsempfindung, an der namentlich die hohen Töne betheiligt sind. Eine elektrische Erregung des Hörnerven lässt sich nach Brenner am wirksamsten mittelst des Kettenstroms, unsicherer durch Inductionsschläge ausführen. Setzt man den negativen Pol in den Gehörgang, den positiven an den Nacken, so ist die Empfindung am stärksten beim Schliessen der Kette, bei umgekehrter Richtung überwiegt die Oeffnungsempfindung. Auch hier besteht die Empfindung theils in Geräuschen, theils in Klängen von bedeutender Tonhöhe; letztere überwiegen um so mehr, je stärker der Strom ist. Auf mechanischer Erregung des Hörnerven und seiner Endorgane beruhen wohl auch die meisten entotischen Empfindungen, d. h. jene Gehörsempfindungen, welche nicht in äusseren Reizen, sondern in Zuständen des Gehörapparats selbst ihre Ursache haben. So veranlassen Lufterschütterungen im äussern Gehörgang (wenn sich z. B. fremde Körper in demselben befinden) oder in der Paukenhöhle (z. B. bei Verstopfung der tuba Eustachii) sausende Geräusche; ähnliche werden

zuweilen durch den Arterienpuls hervorgebracht; ein knackendes Geräusch hört man bei der Anspannung des Trommelfells durch den tensor tympani; Contraction der Kopf- und Gesichtsmuskeln bewirkt dumpfe Muskelgeräusche, die am deutlichsten beim Abschluss des äussern Gehörgangs vernommen werden. Seltener ist die subjective Empfindung einzelner musikalischer Töne (Moos), und beruht solche wohl stets auf Vorgängen im Labyrinth, durch welche einzelne Endorgane isolirt gereizt werden. Diese Erscheinungen bilden den Uebergang zu den Gehörshallucinationen, welche meistens ohne Zweifel nicht im Gehörorgan, sondern in den cerebralen Endigungen des Gehörnerven ihren Sitz haben *).

Zur Untersuchung der Abhängigkeit der Tonhöhe von der Zahl der Luftschwingungen dient die Sirene, ein Instrument, bei welchem über einem Luftstrom eine mit Löchern versehene Scheibe bewegt wird, so dass der Luftstrom gerade so oft unterbrochen wird, als während derselben Zeit durchlöcherte und undurchlöcherte Stellen der Scheibe mit einander abwechselten. Für die Beobachtung des Zusammenklangs verschiedener Töne bedient man sich der Doppelsirene von Helmholtz. Mittelst derselben lassen sich namentlich die Erscheinungen der Interferenz und der Schwebungen gut beobachten, indem verschiedene Grundtöne gleichzeitig sich angeben lassen, an denen eine beliebige Phasendifferenz hergestellt werden kann.

Man hielt früher die Schwingungsform für eine besondere, nicht weiter zu zergliedernde Eigenthümlichkeit des Tons. Von Ohm und Fourier wurde zuerst die Regel aufgestellt, dass jede Klangmasse in eine Summe einfacher pendelartiger Schwingungen zerlegt werden kann. Nach dem letztgenannten Mathematiker wird diese Regel als der Fourier'sche Satz bezeichnet. Helmholtz hat dann, indem er die Methoden zur leichteren Hörbarkeit der Obertöne auffand, gezeigt, dass das Ohr selbst diese Analyse zusammengesetzter Klänge in einfache Töne nach dem Fourier'schen Satze ausführte. Ebenso wurde von Helmholtz die frühere unrichtige Meinung rücksichtlich der Combinationstöne, die man für bloss subjective Töne hielt, widerlegt und nachgewiesen, dass dieselben objectiven Ursprungs sind **).

Die Eigenthümlichkeiten des Gehörssinns müssen in der Beschaffenheit der die Schallbewegung auffassenden empfindenden Elemente begründet sein. Wie wir in §. 129 gesehen haben, sind die Enden des Hörnerven mit einer grossen Zahl von Endapparaten verbunden, welche eine solche Beschaffenheit besitzen, dass sie, wenn ein äusserer Ton erklingt, in Mitschwingungen gerathen können. Nun müssen aber durch verschieden hohe Töne verschiedene Endapparate in Schwingungen versetzt werden, wenn die Fähigkeit des Gehörorgans zusammengesetzte Empfindungen in ihre einfachen Bestandtheile zu zerlegen erklärt werden soll. Die Gebilde, an welche hierbei gedacht worden ist, sind: 1) die Haare der Haarzellen in den Ampullen und in der Schnecke, 2) die Corti'schen Bogen der Schnecke, 3) die durch den ganzen Schneckenkanal ausgespannte Grund-

*) Brenner, Archiv f. klin. Med. Bd. 4. Moos, Verhandl. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg Bd. 4.

**) Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen, 1862, 4. Aufl. 1877.

membran (Membrana basilaris), unter welcher die Nervenfasern zu den Haarzellen herantreten. Unter diesen drei Gebilden wird sich den Haarzellen kaum eine Beziehung zur Schallperception absprechen lassen, da sie die directen Endorgane der Nervenfasern darstellen, und bei denjenigen Thieren, welche keine Schnecke besitzen, die beiden anderen Theile gänzlich in Wegfall kommen. Aber eine gesonderte Tonauffassung wird durch die Haarzellen nicht entstehen können, da so zarte Gebilde durch sämmtliche Schallwellenzüge, welche das Labyrinthwasser bewegen, immer gleichzeitig in Mitbewegung gerathen müssen. Besser würden sich zur gesonderten Auffassung für verschieden hohe Töne die Corti'schen Bogen eignen; doch sind auch sie zu gleichförmig beschaffen, ausserdem fehlen sie nach C. Hasse gänzlich in der Schnecke der Vögel. So scheint nur die Grundmembran übrig zu bleiben, welche in der That die erforderlichen Bedingungen vereinigt: unmittelbare Contact mit den Nervenfasern des Acusticus und sehr bedeutende Unterschiede der Breite, so dass ihre verschiedenen Abschnitte als abgestimmt für Töne von verschiedener Höhe angesehen werden können. Nach den Beobachtungen von Hensen wächst die Breite der Membrana basilaris von ihrem dem ovalen Fenster gegenüberliegenden Anfang bis zum Ende auf mehr als das Zwölffache, daher sie sich wie ein System radiär ausgespannter Saiten von abgestufter Länge verhalten muss. Um nun den Reichthum der unserm Ohr zu Gebote stehenden Tonempfindungen erklärlich zu machen, ist es durchaus nicht erforderlich vorauszusetzen, dass jeder einzelnen wahrnehmbaren Tonhöhe auch ein besonderes tonpercipirendes Gebilde entspricht, sondern nach den Gesetzen des Mitschwingens muss jeder Ton auch solche Elemente, deren Stimmung nur ihm nahe steht, in Mitschwingung versetzen. Hieraus erklärt sich leicht die Feinheit und der Umfang der uns wahrnehmbaren Tonabstufungen. Die Grenzen der Schwingungen, die unser Ohr als Töne aufzufassen vermag, liegen nach Preyer und Appunn etwa zwischen 24 und 41000 in der Sec.; Andere setzen die untere Grenze schon bei 16 (Seebeck), bei 8 (Savart) oder erst bei 30 Schwingungen (Helmholtz). Zwischen diesen Grenzen ist die Feinheit der Tonabstufung so gross, dass nach E. H. Weber geübte Musiker noch einen Unterschied der Tonhöhe wahrnehmen können, der dem Schwingungsverhältniss 1000 zu 1001 ($^1/_{24}$ eines halben Tons) entspricht. Bei der Annäherung an die obere und an die untere Grenze wird jedoch die Fähigkeit der Unterscheidung bedeutend kleiner.

Da die Ampullen solcher Vorrichtungen, welche sie zu einer Sonderung verschiedener Tonhöhen befähigen, gänzlich entbehren, und da sie überdies, wie wir in §. 143 sehen werden, zur Auffassung des Körpergleichgewichts in näherer Beziehung zu stehen scheinen, so hat man in neuerer Zeit zuweilen bezweifelt, ob sie überhaupt zum eigentlichen Gehörapparat gehören. Dennoch spricht hierfür sowohl die Entwicklungsgeschichte wie die vergleichende Anatomie, indem die Schnecke sowohl in der individuellen wie in der Art-Entwicklung erst spät

als eine Ausbuchtung des Vorhofs auftritt, welche z. B. bei den Fischen noch gar nicht vorhanden ist, bei den Amphibien aber eben erst beginnt sichtbar zu werden. Bei den Wirbellosen scheinen vollends ganz allgemein Zellen mit haarförmigen Fortsätzen die Endapparate des Hörnerven darzustellen. Hensen gelang es bei einem Decapoden (Mysis), dessen Hörhaare sich an der Körperoberfläche befinden, durch die Einwirkung von Tönen Schwingungen dieser Hörhaare hervorzubringen. In der Schnecke glaubte Helmholtz ursprünglich die Corti'schen Bogen als die percipirenden Apparate ansehen zu dürfen. Da aber diese nach den Beobachtungen von Hasse in der Schnecke der Vögel und Amphibien fehlen, so schloss er sich später der Ansicht Hensen's an, wonach die membrana basilaris durch ihre wechselnde Breite für verschiedene Tonhöhen abgestimmt ist. Doch macht es die Entdeckung der Haarzellen wahrscheinlich, dass in der Schnecke, ähnlich wie in den Ampullen der Bogengänge, die borstenförmigen Fortsätze dieser Zellen zunächst in Schwingung gerathen. Immerhin bleibt es aber wahrscheinlich, dass die eigentliche Sonderung der Töne erst in der membrana basilaris vor sich geht, da die Hörhaare wegen ihrer geringen Masse durch alle möglichen Töne in Bewegung versetzt werden müssen. Ueber die Bedeutung der Corti'schen Bogen selber sowie der anderen Gebilde des inneren Ohrs, wie der Deckmembran, der Otolithen, sind verschiedene Ansichten möglich. Helmholtz glaubt, dass die Corti'schen Bogen als starre Gebilde zur Beschränkung der Schwingungen auf abgegrenzte Strecken der Grundmembran bestimmt seien. Möglicher Weise könnten dieselben auch die rasche Dämpfung der Schwingungen (analog dem Dämpfer des Klaviers) bewirken. In der That lehrt die Beobachtung, dass sehr wirksame Dämpfungsvorrichtungen in unserm Ohr existiren müssen, da wir beim Trillern im grössten Theil der musikalischen Scala etwa 10 Schläge in der Sec. noch deutlich unterscheiden; die Tonempfindung kann somit nur sehr kurze Zeit die objective Existenz des Schalls überdauern, sonst müssten wir fortwährend ein Gemisch beider Töne hören. Auch sind offenbar die Dämpfungsvorrichtungen für die tiefsten Töne weniger wirksam, indem bei ihnen wirklich eine theilweise Mischung der Töne eintritt, daher das Trillern hier schlecht klingt. Direct ist diese verschiedene Nachdauer der Schwingungen bei tiefen und hohen Tönen von Alfred Mayer nachgewiesen worden in Versuchen, in denen er mittelst eines durchlöcherten Rades, das sich zwischen einer Stimmgabel und dem auf sie abgestimmten Resonator drehen liess, den im Resonator verstärkten Ton in regelmässigen Intervallen unterbrach. Er fand so, dass bei dem tiefen C von 64 Schwingungen 64 Unterbrechungen in der Sec. noch eben wahrgenommen wurden; bei der nächst höheren Octave stieg diese Zahl auf 26, bei der zweiten auf 78, bei der dritten (dem c^{III} von 1024 Schw.) auf 135. Ueber diese Grenze, die mit der Zahl der eben hörbaren Schwebungen übereinstimmt, scheint in keiner Tonhöhe mehr eine Unterbrechung wahrnehmbar zu sein.

Die oben nach Weber angegebene Zahl für die Unterscheidung von Tonhöhen gilt nur, wenn die Töne gleichzeitig angegeben werden. Hierbei wird die Unterscheidung wesentlich unterstützt durch die Schwebungen. Merklich geringer ist daher unsere Unterscheidungsfähigkeit, wenn die Töne successiv angegeben werden. Hierbei kann, wie Preyer fand, ein musikalisch geübtes Ohr im günstigsten Fall $^3/_{10}$—$^4/_{10}$ einer Schwingung noch eben unterscheiden. Sowohl bei den tiefen wie bei den hohen Tönen wird aber die Em-

pfindlichkeit viel geringer. Da sie in den mittleren Höhen der musikalischen Scala ziemlich die gleichen absoluten Werthe beibehält, so glaubt Preyer hieraus schliessen zu dürfen, dass das psycho-physische Gesetz für die Tonempfindungen nicht gelte, indem ja nach diesem die eben unterscheidbaren Schwingungen immer den nämlichen Bruchtheil der ganzen Schwingungszahl betragen müssten. Hiergegen ist jedoch zu bemerken, dass für das Gebiet der Tonhöhen das psycho-physische Gesetz einfach in der Unterscheidung der grösseren Tonintervalle schon eingeschlossen liegt, wie wir dies oben (S. 718) bemerkt haben, dass es also hier einer Nachweisung desselben durch die Methode der eben merklichen Unterschiede nicht erst bedarf. Wohl aber können die Abweichungen, welche die letztere gerade bei musikalisch geübten Ohren darbietet, darauf beruhen, dass solche sich in hohem Grad an die Bestimmung der absoluten Tonhöhe gewöhnt haben, indem sie zugleich die Abweichungen von derselben mittelst der Schwebungen bestimmen, eine Bestimmungsweise, welche es gestattet, innerhalb mittlerer Breiten der musikalischen Scala constante Unterschiede der Schwingungszahlen leicht zu erkennen *).

§. 132. Die Gehörsvorstellungen.

Wir beziehen die Gehörsempfindungen im Allgemeinen auf äussere schallerzeugende Objecte. Doch geschieht die Localisation der Gehörseindrücke weit unvollkommner als die Localisation der Gesichtseindrücke. Wir vermögen durch das Ohr allein nur die Richtung des Schalls aufzufassen, aber erst andere Sinne, namentlich das Auge, können uns Aufschluss geben über die Entfernung des schallerzeugenden Gegenstands.

Die zwei Hülfsmittel, durch welche wir die Richtung des Schalls erkennen, sind das Trommelfell und die Ohrmuschel. Durch das Trommelfell gewinnen wir überhaupt erst die Vorstellung, dass der Schall von aussen herkommt. Füllt man den äussern Gehörgang mit Wasser an, so werden, wie Ed. Weber beobachtet hat, starke Schalleindrücke so gehört, als wenn sie im Ohr selber entstünden. Es hat dies darin seinen Grund, dass hierbei nur noch die Schallleitung durch die Kopfknochen möglich ist, und dass sonst bloss solche Schalleindrücke ausschliesslich durch die Kopfknochen geleitet werden, welche im Kopfe selbst entstehen. Ausserdem dient das Trommelfell, um zu entscheiden, ob der Schall von rechts oder von links herkommt, indem wir, wahrscheinlich in Folge der Thätigkeit des Trommelfellspanners, ein Bewusstsein davon haben, ob vorwiegend das rechte oder das linke Trommelfell in Schwingungen versetzt wurde. Die Ohrmuschel verschafft uns durch die Reflexion der Schallwellen, die an ihr stattfindet, darüber Aufschluss, ob der Schall von vorn oder von hinten kommt. Gewöhnlich hören wir den von vorn kommenden

*) Helmholtz a. a. O. Hensen, Bericht des Kieler Instit. 1869 und Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 13. Alfr. Mayer, phil. mag. 1875 vol. II. Preyer, die Grenzen der Tonwahrnehmung. (Physiol. Abhandlungen, 1.) 1876.

Schall deutlicher, weil er vollständiger im Gehörgang gesammelt wird. Aendern wir daher, z. B. durch umgekehrtes Vorsetzen einer künstlichen Ohrmuschel, die Verhältnisse, so dass der von hinten kommende Schall deutlicher wird, so wird damit auch unser Urtheil über die Schallrichtung ein verkehrtes *).

4. Geruchs- und Geschmackssinn.

§. 133. Der Geruchssinn.

Das Geruchsorgan besteht aus den beiden Nasenhöhlen und den damit in Verbindung stehenden Nebenhöhlensystemen. Zur Perception der Geruchseindrücke dienen aber nur die obersten Partieen der beiden Haupthöhlen, in welchen sich die Enden des Geruchsnerven ausbreiten, nämlich der oberste Theil der Scheidewand und die obere und ein Theil der mittleren Muschel. Man bezeichnet diese Partie als die regio olfactoria. Die Schleimhaut ist hier durch eine bräunliche Färbung ausgezeichnet, welche theils von in den Epithelzellen enthaltenen Pigmentkörnchen, theils von dem Inhalt der hier unter der Schleimhaut liegenden schlauchförmigen Drüsen (der sogenannten Bowman'schen Drüsen) herrührt. Das Epithel der regio olfactoria ist aus zweierlei Zellen zusammengesetzt: 1) aus Epithelzellen, welche durch die grosse Länge der Epithelcylinder sich auszeichnen und mittelst langer Fortsätze in der Schleimhaut befestigt sind, 2) aus den s. g. Riechzellen, rundlichen Zellen, welche sowohl nach der freien Oberfläche wie in das Parenchym der Schleimhaut lange Fortsätze entsenden: der erstere Fortsatz endet nach M. Schultze bei den Säugethieren mit einem abgestumpften Ende, bei den Amphibien und Vögeln ist er mit langen Cilien besetzt; der zweite Fortsatz ist mit Varicositäten versehen, er geht wahrscheinlich in eine Faser des Riechnerven über. Zwischen beiden Zellenformen finden sich übrigens nach Exner Uebergänge; es ist daher zweifelhaft, ob, wie M. Schultze annimmt, bloss die Riechzellen die Geruchsperception vermitteln, oder ob, wie Exner vermuthet, daran auch die Epithelzellen betheiligt sind.

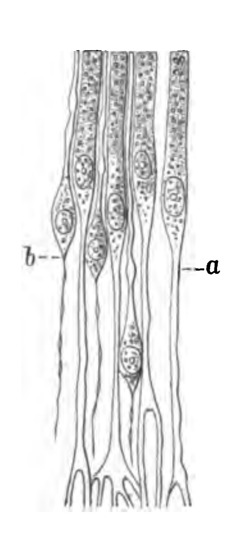


Fig. 168. Epithel der regio olfactoria vom Menschen, nach M. Schultze. a Epithelzelle, b Riechzelle.

*) Ed. Weber, Berichte der Leipziger Gesellschaft, 1851. Mach, Archiv f. Ohrenheilkunde, n. F. Bd. 3.

Die Erregungsmittel des Geruchsnerven sind die Riechstoffe. Es sind dies immer gasförmige Stoffe, die meistens schon in sehr beträchtlicher Verdünnung Geruch hervorrufen. Dass die gewöhnlichen Nervenreize, der mechanische, elektrische Reiz, bei ihrer Einwirkung auf den Geruchsnerven Richempfindungen erzeugen, scheint wahrscheinlich, ist aber noch nicht sicher nachgewiesen. Ueber die Ursachen der Geruchsverschiedenheiten ist kaum etwas bekannt, da die verschiedenen Stoffe häufig die nämlichen Gerüche erregen. Wir sind bis jetzt weder im Stande, bestimmte Qualitäten der Geruchsempfindung von einander zu trennen, noch vermögen wir die Intensität der Geruchsreize zu bestimmen. In letzterer Beziehung ist nur bekannt, dass von vielen Riechstoffen quantitativ nicht mehr nachweisbare Spuren genügen, um eine deutliche Geruchsempfindung zu veranlassen. Uebrigens ermüdet der Riechnerv sehr bald; einen Geruch, der längere Zeit eingewirkt hat, empfinden wir daher schwächer und schliesslich gar nicht mehr. Wirken gleichzeitig verschiedene Riechstoffe auf eine und dieselbe Geruchsschleimhaut, so entsteht eine Mischempfindung. Wirken aber zwei Riechstoffe so ein, dass der eine ausschliesslich auf die rechte, der andere auf die linke Geruchsschleimhaut applicirt wird, so entsteht keine Mischempfindung, sondern ein Wechsel zwischen beiden Empfindungen. Die Geruchsempfindungen werden nur sehr unvollkommen, und meistens erst mit Hülfe der andern Sinne, auf die Vorstellung äusserer riechender Objecte zurückgeführt. Es hat dies wohl darin seinen Grund, dass die Gerüche leicht das Gefühl des Angenehmen oder Unangenehmen erregen und also zunächst mehr auf einen Zustand des Subjects als auf ein äusseres Object bezogen werden. Viele Geruchsempfindungen werden sogar gewöhnlich nicht einmal als Gerüche aufgefasst, sondern mit Geschmacksempfindungen verwechselt. Diese Verwechslung ist durch die häufig gleichzeitige Thätigkeit der beiden Sinnesorgane veranlasst, wobei nothwendig dasjenige Organ mehr in den Vordergrund des Bewusstseins tritt, welches sich mehr in activer Thätigkeit befindet.

Valentin hat von einzelnen Riechstoffen annähernd diejenige Menge zu bestimmen gesucht, die eine eben merkliche Empfindung veranlasst. Er ermittelte hiezu die Menge von Stoff, welche in einem durch die Nase streichenden Luftvolum enthalten war, und schätzt hiernach, dass bei gleichmässiger Vertheilung über die Riechflächen 0,0016 Milligr. Brom, 0,02 Phosphorwasserstoff, 0,002 Schwefelwasserstoff und 0,00005 Rosenöl erforderlich sind*).

---

*) Max Schultze, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, 1862. Exner, Wiener Sitzungsber., 1870. Valentin, Lehrbuch der Physiol., Bd. 2.

§. 134. Der Geschmackssinn.

Das Organ des Geschmackssinns ist die Zunge; wesentlicher Geschmacksnerv ist der Glossopharyngeus, neben ihm der Zungenast des Trigeminus. Der erstere verbreitet sich an der Wurzel der Zunge, der letztere an der ganzen vorderen Zungenpartie. Die Nerven endigen in den Papillen. Von den drei Formen derselben, den fadenförmigen, schwammförmigen und umwallten (papillae filiformes, fungiformes und circumvallatae) sind die letzteren, die an der Zungenwurzel sich befinden, die nervenreichsten. Die eigentlichen Endorgane der Geschmacksnerven bestehen in eigenthümlichen Gebilden, welche sich theils in den die umwallten Papillen umgebenden Furchen, theils auf der Oberfläche der schwammförmigen Papillen befinden. Es sind dies die Geschmacksknospen (Lovèn) oder

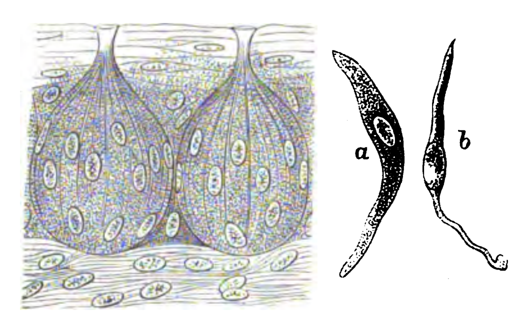


Fig. 154. Schmeckbecher (Geschmacksknospen). a Deckzelle, b Geschmackszelle isolirt.

Schmeckbecher (Schwalbe). Sie haben die Form rundbauchiger Flaschen und liegen in Lücken des Schleimhautepithels, auf dessen Oberfläche sie mit einer engen Oeffnung ausmünden. Jeder dieser Kolben ist mit zweierlei Zellen erfüllt: 1) mit den die äusseren Schichten des Bechers bildenden Deckzellen, Epithelialzellen von spindelförmiger Gestalt, und 2) mit den den Innenraum des Bechers erfüllenden Geschmackszellen, welche mit einem relativ grossen rundlichen Kern versehen sind und nach oben, gegen die Schleimhautoberfläche, in einen breiteren, aber mit einer feinen Spitze endenden, nach unten in einen dünneren cylindrischen Fortsatz übergehen: der letztere steht wahrscheinlich unmittelbar mit einer Nervenfaser im Zusammenhang.

Als Erregungsmittel des Geschmacksorgans dienen vorzugsweise gewisse gelöste Substanzen, die Schmeckstoffe. Die Geschmäcke, welche durch verschiedene dieser Stoffe erregt werden können, zerfallen, so viel bekannt ist, in fünf Kategorien: das Süsse, Salzige, Laugenhafte, Sauere und Bittere. Versuche mit genauer Localisation der Geschmacksreize zeigen

ausserdem, dass nur die mit den papillae fungiformes und circumvallatae besetzten Stellen Geschmacksempfindungen vermitteln (Camerer). Nach Analogie mit Auge und Ohr hat man vermuthet, dass für jede Qualität der Geschmacksempfindungen besondere Endorgane existiren. Vielleicht sind diese Endorgane in etwas verschiedenem Mengeverhältniss über die einzelnen Theile der Geschmacksfläche ausgebreitet. So wird an der Zungenwurzel vorzugsweise das Bittere geschmeckt, während die Zungenränder für das Sauere und die Zungenspitze für das Süsse empfindlicher sind (Horn). Ein fernerer Unterschied zwischen den einzelnen Geschmäcken soll darin bestehen, dass sie nach der Einwirkung auf die Geschmacksfläche mit verschiedener Geschwindigkeit zur Wahrnehmung kommen: so werde der salzige Geschmack vor dem süssen, dieser vor dem saueren, und der letztere vor dem bittern wahrgenommen (Schirmer). Es scheinen demnach hier ähnliche Unterschiede im Verlauf der Erregung zu existiren, wie sie beim Auge für die verschiedenen Grundfarben nachgewiesen sind. Die Stärke des Geschmacks wächst mit der Concentration der Lösung, ebenso die Unterschiedsempfindlichkeit, letztere aber nur bis zu einer gewissen Grenze, um dann wieder abzunehmen. Diese Grenze scheint bei sauren und süssen Geschmacksreizen früher erreicht zu werden als bei bittern und salzigen (Keppler). Endlich ist die Geschmacksintensität grösser, wenn contrastirende Geschmäcke etwa vorher eingewirkt haben; sie nimmt dagegen ab durch Ermüdung, d. h. durch längere Einwirkung des nämlichen Reizes.

Früher wurde der Glossopharyngeus für den einzigen Geschmacksnerven gehalten. Longet und Schiff zeigten zuerst, dass der Zungenast des Trigeminus gleichfalls Geschmack vermittelt. Dies beweist theils die Thatsache, dass der Lingualis Trigemini sich in einem grossen Theil der schmeckenden Oberflächen verbreitet, in welchem Fasern des Glossopharyngeus nicht nachgewiesen sind, theils das Ergebniss von Vivisectionen, wonach Durchschneidung des Lingualis den Geschmack am vordern Theile, Durchschneidung des Glossopharyngeus denselben an der Wurzel der Zunge aufzuheben scheint. Nach Stich, Naumann u. A. laufen die Geschmacksfasern des Trigeminus in der Chorda tympani, da Durchschneidung des Lingualis oberhalb der Vereinigung mit der Chorda den Geschmack nicht merklich alterirt. Doch scheinen immerhin auch im eigentlichen Lingualis Geschmacksfasern zu verlaufen, indem nach Schiff Durchschneidung der Chorda im Cavum tympani bei Thieren mit durchschnittenem Glossopharyngeus den Geschmack nicht völlig aufhebt. Pathologische Beobachtungen scheinen dies zu bestätigen (Erb)*). Ausser der Zunge sollen nach früheren Angaben auch die Vorderfläche des weichen Gaumens, der untere Theil des vordern Gaumenbogens und nach Manchen sogar die hintere Fläche des weichen Gaumens sowie der Schlund Geschmack vermitteln. Diese Angaben scheinen aber auf nicht vollständig gelungener Isolirung der Schmeckreize zu beruhen. Nach Valentin liegen die kleinsten Reize, welche eben

*) Longet, traité de physiologie, t. II. Erb, Archiv f. klin. Med., Bd. 7.

noch Geschmack veranlassen, für Zucker bei 1,2 Proc., für Kochsalz bei 0,2 — 0,5, für Schwefelsäure bei 0,001 und für schwefelsaures Chinin bei 0,003 Proc. in wässeriger Lösung. Nach Camerer genügen 0,002 Mgr. NaCl, um bei directer Berührung mit der Zunge deutliche Geschmacksempfindung zu verursachen *).

Auch der galvanische Strom kann als Geschmacksreiz wirken. Derselbe erzeugt auf der Seite des positiven Pols einen saueren, auf der Seite des negativen einen schwächeren laugenhaften Geschmack. Diese Geschmacksempfindungen sind nicht durch die aus den Mundflüssigkeiten ausgeschiedenen elektrolytischen Zersetzungsproducte veranlasst, wie schon Volta dadurch bewies, dass er in die Umgebung des positiven Pols eine alkalische Flüssigkeit brachte, welche augenblicklich die Säure neutralisirte. Hiermit ist aber nicht ausgeschlossen, dass nicht die Geschmacksempfindung durch die Ausscheidung der elektrolytischen Zersetzungsproducte im Innern des Nerven veranlasst sein sollte, und es bleibt sonach die Vermuthung gerechtfertigt, dass der galvanische Geschmack mit dem chemischen eigentlich identisch sei **).

III. Die Muskelbewegungen.

Durch die von den Muskeln bei ihrer Zusammenziehung ausgeübten Kräfte werden Bewegungen zu Stande gebracht, die theils unmittelbar als solche eine wichtige Function im Organismus erfüllen, theils für andere Functionen von Bedeutung sind. Die Bewegungen der letzteren Art, wie die Herzbewegungen, Darmbewegungen u. s. w., haben wir bei den betreffenden Verrichtungen näher erörtert. Hier bleiben uns die erstgenannten Bewegungen noch zu betrachten übrig. Es sind dies die Sceletbewegungen und die Bewegungen der Stimmorgane. Die ersteren vermitteln die Lageänderungen der einzelnen Theile unseres knöchernen Scelets gegen einander und namentlich die Ortsbewegungen unseres Körpers. Die letzteren erzeugen die Klänge und Geräusche der Stimm- und Sprachlaute.

1. Die Sceletbewegungen.

§. 135. Allgemeine Gesetze der Sceletbewegungen.

Die Sceletbewegungen sind abhängig 1) von der Art der Verbindung der Sceletttheile unter einander und 2) von der Beschaffenheit des Muskelansatzes.

---

*) Horn, über den Geschmackssinn des Menschen, 1825. Schirmer, nonnullae de gustu disquisitiones, Greifswald 1856. Valentin, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 2. Keppler, Pflüger's Archiv, Bd. 2. Camerer, ebend. und Zeitschr. f. Biologie, Bd. 6.

**) Du Bois-Reymond, Untersuch. über thierische Elektricität, Bd. 1.

1) Verbindung der Scelettheile. Die beweglichen Verbindungen der Scelettheile bezeichnet man als Gelenke. Die Gelenkenden der Knochen sind mit Knorpelschichten bedeckt, welche durch geschlossene seröse Säcke überkleidet werden. Die Gelenkenden erhalten theils durch die hierdurch erzeugte Glättung der Oberflächen, theils durch die von der serösen Gelenkmembran ausgesonderte klebrige Flüssigkeit, die Synovia, eine die Bewegung erleichternde Beschaffenheit. Beschränkt wird dagegen die Bewegung, abgesehen von den durch die Form der Gelenkenden sich ergebenden Widerständen, durch die sehnigen Bandmassen, welche aussen die Gelenkkapseln überziehen und die Knochen mehr oder weniger fest an einander heften. Während daher die Form der Bewegungen allein bedingt wird durch die Beschaffenheit der Gelenkflächen, ist der Umfang der Bewegungen abhängig theils von Knochenvorsprüngen, theils von Bandverbindungen, welche die nach der Form der Gelenkflächen mögliche Bewegung oft sehr beträchtlich beschränken.

Wir können folgende Hauptformen der Gelenkbewegung unterscheiden, deren jeder zugleich bestimmte Formen der Gelenke entsprechen:

a) Drehung um eine feste Axe. Diese einfachste Gelenkbewegung kommt in einer doppelten Weise vor, entweder als Drehung um eine annähernd horizontale, im Gelenk gelegene Axe, oder als Drehung um eine annähernd verticale, mit der Axe der gegen einander bewegten Knochen nahehin parallele oder zusammenfallende Axe. Die Gelenke ersterer Art bezeichnet man als Gewerb- oder Charniergelenke, die Gelenke letzterer Art als Drehgelenke. Eine wichtige Form des Gewerbgelenks ist das Schraubencharnier. Ein solches ist das Ellenbogengelenk (Ulnargelenk). Die Axe desselben geht durch die beiden Condylen des Oberarms; am Gelenkende des rechten Oberarms ist die Schraube rechts gewunden, am Gelenkende des linken Oberarms ist sie links gewunden. Beispiele von Drehgelenken sind das Gelenk zwischen dem ersten und zweiten Halswirbel und das Gelenk für die Drehung des Vorderarms um seine Längsaxe. Das erstgenannte Gelenk vermittelt die Drehung des Kopfs auf der Wirbelsäule, seine Axe liegt im Zahnfortsatz des zweiten Halswirbels. Das letztgenannte Gelenk, Supinations- und Pronationsgelenk, setzt sich aus mehreren Gelenken oder wenigstens aus mehreren Paaren von Gelenkflächen zusammen. Das wichtigste dieser Gelenke ist das Gelenk zwischen der kopfförmigen Erhabenheit des Oberarms und der entsprechenden Vertiefung des Radius. Die Axe der Bewegung geht von der Mitte dieses Gelenks aus, zieht schräg gegen die Ulnarseite des Vorderarms und endigt am stielförmigen Fortsatz der Ulna. Hülfsgelenke sind die Gelenkverbindungen zwischen dem Kopf des Radius und der Ulna, zwischen dem Kopf der Ulna und dem halbmondförmigen Ausschnitt des Radius einerseits und der cartilago triquetra anderseits. Diese Hülfsgelenke erleichtern die Drehung um die vorhin

genannte Axe, welche Drehung selbst zunächst im Hauptgelenk zu Stande kommt.

b) Drehung um zwei feste Axen. Hierher gehören alle diejenigen Gelenke, bei denen die Oberflächen der Gelenkenden in zwei auf einander senkrechten Richtungen eine erheblich verschiedene Krümmung haben. Dabei hat entweder die Oberfläche in diesen beiden Richtungen eine gleichsinnige Krümmung, und nur der Grad derselben (der Krümmungshalbmesser) ist verschieden, oder die Oberfläche ist nach beiden Richtungen in verschiedenem Sinne gekrümmt, also in der einen Richtung convex und in der andern Richtung concav. Zu den Gelenken der ersteren Art gehören das Gelenk zwischen Atlas und Hinterhaupt und das Gelenk zwischen Vorderarm und Handwurzel; bei beiden ist die Krümmung von rechts nach links mit einem etwas grösseren Halbmesser beschrieben als die Krümmung von vorn nach hinten. Entsprechend diesen beiden Krümmungen sind in beiden Gelenken zwei Hauptdrehungen möglich, eine Vor- oder Rückwärtsbeugung und eine Seitwärtsneigung. Die Gelenke der zweiten Art hat man als Sattelgelenke bezeichnet. Es gehören hierher vorzugsweise die Mittelhandgelenke der Finger. Das ausgesprochenste Sattelgelenk unter ihnen ist das Mittelhandgelenk des Daumens. Das hintere Ende des Daumenknochens ist vom Radial- zum Ulnarrand convex, von der Rücken- zur Hohlhandseite concav gekrümmt, der Handwurzelknochen, auf dem er sich bewegt (os multangulum majus), hat die entgegengesetzten Krümmungen. Die Hauptdrehungen sind demzufolge Beugung und Streckung und Seitwärtsbewegung (Abduction und Adduction des Daumens).

c) Drehung um eine in einer bestimmten Richtung bewegliche Axe. Gelenke, in welchen die Drehung nach diesem Princip geschieht, kann man als Spiralgelenke bezeichnen; der Prototyp derselben am menschlichen Scelet ist das Kniegelenk. Die beiden Condylen des Oberschenkels sind von hinten nach vorn und von rechts nach links gekrümmt. Die erstere Krümmung nimmt von hinten nach vorn beträchtlich zu, dem Abschnitt einer Spirale sich annähernd; wegen dieser veränderlichen Krümmung beschreibt die Drehungsaxe bei der Beugung und Streckung einen Weg, der ebenfalls ein Abschnitt einer Spirale ist. Die Krümmung von rechts nach links ermöglicht eine Pronation und Supination des Unterschenkels, die aber wegen der gespannten Seitenbänder nur in der Beugestellung des Beines ausführbar ist.

d) Drehung um einen festen Punkt. Die Gelenke, in welchen die Drehung nur um einen Punkt geschieht, gestatten die freieste Beweglichkeit. In ihnen kann um eine beliebige entweder während der Bewegung fest bleibende oder wandernde Axe die Drehung erfolgen; die einzige Bedingung ist, dass alle Axen in einem Punkt, dem Drehpunkte, sich durchschneiden. Es gehören hierher ausschliesslich die Kugelgelenke, das Hüftgelenk und das Schultergelenk. Bei ihnen ist das eine Gelenkende ein Theil einer Kugel, das andere ein Theil einer Hohlkugel. Dabei um-

spannt immer die Hohlkugel eine kleinere Zahl von Winkelgraden als die Kugel.

Keiner bestimmten Classification fügen sich jene unvollkommenen Gelenkverbindungen, bei welchen flache oder schwach gekrümmte Knochenenden durch sehr straffe Bandverbindungen mit einander in Berührung gehalten werden. Es gehören hierher diejenigen Knochenverbindungen, die in der Anatomie als Amphiarthrosen, Symphysen und Synchondrosen bezeichnet werden, z. B. die Verbindungen der Wirbel, der einzelnen Hand- und Fusswurzelknochen, der Beckenknochen, der Rippen und des Brustkastens. In allen diesen Fällen gestattet die Knochenverbindung an sich eine Drehung um eine grössere Anzahl von Axen. Aber die Drehung wird theils durch die straffen Bandverbindungen, theils durch Knochenvorsprünge bedeutend beschränkt. So gestatten z. B. die ziemlich weichen Intervertebralknorpel, welche die einzelnen Wirbel mit einander verbinden, nach allen Richtungen eine gleiche Beweglichkeit. Hier sind es namentlich die Gelenkverbindungen der schiefen Fortsätze, welche, abgesehen davon, dass sie vor der Zusammendrückung schützen, durch die Art ihres Ineinandergreifens an den verschiedenen Theilen der Wirbelsäule die Beweglichkeit in verschiedenem Grade beeinträchtigen; am meisten gehemmt ist sie zwischen den einzelnen Lendenwirbeln.

Von Herm. Meyer ist auf gewisse Structurverhältnisse der Knochen aufmerksam gemacht worden, welche offenbar für die mechanischen Leistungen derselben von grosser Bedeutung sind. In den Gelenkenden der Röhrenknochen bildet nämlich die spongiöse Substanz ein Gitterwerk von regelmässiger Anordnung, welches, ähnlich den Sparren einer Gitterbrücke, dazu bestimmt zu sein scheint, den Druck möglichst gleichmässig zu vertheilen, so dass der Knochen auf diese Weise annähernd die nämliche Festigkeit gewinnt, als wenn er aus compacter Substanz gebildet wäre. Am ausgebildetsten ist diese Anordnung an dem das ganze Gewicht des Körpers tragenden Schenkelkopf.

Bei der Untersuchung der Gelenke und der durch sie ermöglichten Bewegungen handelt es sich in den meisten Fällen um eine Zurückführung derselben auf eine ideale Form, der sich die Wirklichkeit mehr oder weniger annähert. Wenn wir z. B. einem Gelenkende die Form einer Kugel, eines Ellipsoids oder dem Durchschnitt desselben die Form einer Spirale zuschreiben, so sind dies immer nur die einfachen geometrischen Formen, denen sich das Gelenkende am meisten annähert. Oder wenn wir von Drehung um eine, um zwei feste Axen reden, so finden dabei theils immer noch geringere Drehungen um andere Axen statt, theils sind die betreffenden Axen in Wirklichkeit nicht vollkommen fest sondern etwas beweglich. So wandert nach Henke bei dem Drehgelenk zwischen erstem und zweitem Halswirbel die Drehungsaxe aus dem Innern des Zahnfortsatzes gegen dessen vordere Fläche; mit jeder Seitwärtswendung des Kopfes ist desshalb ein schwaches Sinken desselben verbunden. So ist ferner bei den Sattelgelenken ausser in den zwei auf einander senkrechten Hauptrichtungen eine minder umfangreiche Drehung auch in allen andern Richtungen möglich, und es kann zudem ein kugelförmiger Raum beschrieben werden, wobei die Drehungsaxe in jedem Moment wechselt, u. s. f.

Indem Langer in der oben angegebenen Weise das Kniegelenk
Spiralgelenk beschreibt, wobei aber die einzelnen Spiralen verschied
nimmt er zugleich an, dass in diesem Fall incongruente Gelenkflä
einander schleifen, da die Gelenkflächen der Tibia den Condylen des O
beide sich nicht anpassen. Dagegen hat Henke darauf aufmerksam
diese incongruente Berührungsflächen höchstens auf sehr kleine Strecke
von einander abwickeln können. Er nimmt desshalb im Kniegelenk zw
ein oberes und ein unteres, an, welche durch die zwischengelegene B
auf ihren Oberflächen die Gelenkenden schleifen, von einander getre
Auch betrachtet er die Durchschnitte der Oberschenkelcondylen nicht
sondern als Kreise, die aber nicht genau parallel der Medianebene ge
Die obere Articulation soll die Streck- und Beugbewegung, die unter
eine rotirende Bewegung um die senkrechte Axe vermitteln, durch
beider Drehungen entsteht die Totalbewegung der Tibia am Obersch
letztere Annahme scheint uns nur eine verschiedene Betrachtungswe
die Zerlegung in zwei Articulationen die Auffassung des oberen Gel
Spiralgelenks nicht ausgeschlossen zu sein. Da, wie oben bemerkt
Spiralendurchschnitte verschieden sind, so bildet die ganze Oberflä
gänge einer Schraubenwindung, der am rechten Knie rechts und a
links gewunden ist; hieraus erklärt sich, dass der Unterschenkel b
Streckung zugleich nach aussen gedreht wird *).

2) Anordnung der Muskeln. Die Muskeln, wel
Gelenke sich berührenden Knochen gegen einander bewe
sprechend den Axen der Beweg
Bei den einaxigen Gelenken liege
hen zu beiden Seiten der Axe (
und Beuger am Ellenbogengelenk
axigen Gelenken und den Gele
lichen Axe wird die Muskelanord
indem das Gelenk rings von M
und einzelne derselben bei der D
ferner betheiligt sein können.
dieser Beziehung noch kein
gehend genug untersucht word
wäre, die in demselben statt
etwa in ähnlicher Weise wi

Fig. 155. [illegible]

[illegible] (vgl. S. 125) zu analysiren. Wir sind daher a
allgemeinsten Principien, die in der Anordnung un
[illegible]
Die Bewegungen der Skelettheile folgen all
[illegible] Es sei (Fig. 155) der Knoch

*) [illegible] Anatomie und Mechanik der Ge
[illegible] Bd. 33. Langer, Denkschr
[illegible] er, Statik und Mechanik de

M beweglich gegen den Knochen A B, mit welchem er mittelst des Gelenkes B verbunden ist. Es ist dann in B der Unterstützungspunkt, und Kraft und Last haben ihren Angriffspunkt auf derselben Seite vom Unterstützungspunkte, nämlich die Kraft an dem Ansatzpunkt m des Muskels M, und die Last entweder im Schwerpunkt s des Gliedes B C oder, falls dieses noch eine äussere Last trägt, in dem gemeinsamen Schwerpunkt der Last und des Gliedes B C. Man ersieht aus dieser Darstellung, dass im Allgemeinen der Angriffspunkt der Kraft näher am Unterstützungspunkt liegt als der Angriffspunkt der Last. Unsere sich bewegenden Glieder sind somit keine Krafthebel, sondern Geschwindigkeitshebel, d. h. es wird eine grössere Kraft verbraucht, als die Last beträgt, dafür aber eine entsprechend grössere Geschwindigkeit bei der Bewegung der Last erzeugt.

Kraft und Last sind am Hebel im Gleichgewicht, wenn sie sich umgekehrt verhalten wie die Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Wird daher mit K die Kraft und mit L die Last bezeichnet, so muss in der obigen Fig. K : L = s B : m B sein. Nun hat aber, während die Kraft die Strecke m n zurücklegte, indessen die Last die Strecke s t zurückgelegt, und es verhält sich m n : s t = m B : s B, d. h. die von Kraft und Last in derselben Zeit zurückgelegten Wege stehen im selben Verhältniss wie ihre Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Hieraus ergibt sich, dass genau ebensoviel an Kraft verloren geht, als an Geschwindigkeit gewonnen wird. Würde etwa die Last bei m, die Kraft bei s ihren Angriffspunkt haben, so wäre der Hebel umgekehrt ein Krafthebel, es würde dann auf Kosten der Geschwindigkeit Kraft gewonnen werden.

Die Wirkung, welche ein Muskel oder eine Muskelgruppe an einem Gelenkhebel ausübt, ist, ausser von der Grösse der aufgewendeten Muskelkraft und der zu bewegenden Last, von der Richtung abhängig, in welcher sowohl der Muskelzug als die Last auf den Hebel einwirken. Kraft und Last sind am wirksamsten, wenn sie in senkrechter Richtung an dem Hebel ziehen; je spitzer der Winkel ist, den ihre Richtung mit derjenigen des Hebels bildet, um so geringer wird ihre Wirkung. Ueber die Richtung, in welcher die Last einwirkt, lässt sich nichts allgemeines aussagen, sie fällt in den meisten Fällen mit dem vom Schwerpunkt zum Boden gefällten Perpendikel zusammen, und sie kann in Bezug auf die Scelettheile mannigfaltig wechseln. Dagegen ist sehr allgemein die Richtung der Kraft eine ungünstige: die Muskeln setzen sich meistens nicht unter annähernd rechten, sondern unter spitzen Winkeln an die Hebel des Scelets an. Dadurch wird nur ein kleiner Theil der vom Muskel ausgeübten Kraft zur wirklichen Bewegung verwendet, ein grösserer Theil geht ver-

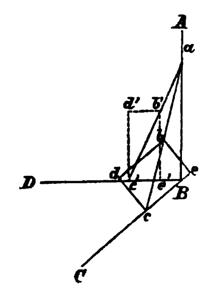


Fig. 156. Zerlegung der Muskelwirkung nach dem Kräfteparallelogramm.

Man findet den für die Bewegung nutzbaren Theil der Muskelkraft,

Indem Langer in der oben angegebenen Weise das Kniegelenk als ein Spiralgelenk beschreibt, wobei aber die einzelnen Spiralen verschieden seien, nimmt er zugleich an, dass in diesem Fall incongruente Gelenkflächen auf einander schleifen, da die Gelenkflächen der Tibia den Condylen des Oberschenkels sich nicht anpassen. Dagegen hat Henke darauf aufmerksam gemacht, dass incongruente Berührungsflächen höchstens auf sehr kleine Strecken hin sich von einander abwickeln können. Er nimmt desshalb im Kniegelenk zwei Gelenke, ein oberes und ein unteres, an, welche durch die zwischengelegene Bandscheibe, auf deren Oberflächen die Gelenkenden schleifen, von einander getrennt werden. Auch betrachtet er die Durchschnitte der Oberschenkelcondylen nicht als Spiralen, sondern als Kreise, die aber nicht genau parallel der Medianebene gerichtet seien. Die obere Articulation soll die Streck- und Beugbewegung, die untere Articulation eine rotirende Bewegung um die senkrechte Axe vermitteln, durch Combination beider Drehungen entsteht die Totalbewegung der Tibia am Oberschenkel. Diese letztere Annahme scheint uns nur eine verschiedene Betrachtungsweise und durch die Zerlegung in zwei Articulationen die Auffassung des oberen Gelenks als eines Spiralgelenks nicht ausgeschlossen zu sein. Da, wie oben bemerkt, die einzelnen Spiraldurchschnitte verschieden sind, so bildet die ganze Oberfläche eines Condylus einen Schraubengang, der am rechten Knie rechts und am linken Knie links gewunden ist; hieraus erklärt sich, dass der Unterschenkel bei jeder starken Streckung zugleich nach aussen gedreht wird *).

2) Anordnung der Muskeln. Die Muskeln, welche die in den Gelenken sich berührenden Knochen gegen einander bewegen, sind entsprechend den Axen der Bewegung angeordnet. Bei den einaxigen Gelenken liegen also die Muskeln zu beiden Seiten der Axe (z. B. die Strecker und Beuger am Ellenbogengelenk), bei den mehraxigen Gelenken und den Gelenken mit beweglicher Axe wird die Muskelanordnung verwickelter, indem das Gelenk rings von Muskeln umgeben ist und einzelne derselben bei der Drehung um mehrere Axen betheiligt sein können. Es ist jedoch in dieser Beziehung noch kein einziges Gelenk eingehend genug untersucht worden, so dass es möglich wäre, die in demselben stattfindenden Bewegungen etwa in ähnlicher Weise wie diejenigen des Augapfels (vgl. §. 125) zu analysiren. Wir sind daher auch nur im Stande, die allgemeinsten Principien, die in der Anordnung unserer Sceletmuskeln befolgt sind, anzugeben.

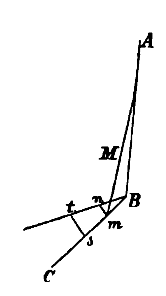


Fig. 155. Verhältniss von Kraft und Last am Gelenkhebel.

Die Bewegungen der Scelettheile folgen allgemein dem Gesetz des einarmigen Hebels. Es sei (Fig. 155) der Knochen BC durch den Muskel

*) Henke, Anatomie und Mechanik der Gelenke, 1863, und Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 33. Langer, Denkschriften der Wiener Akademie. 1856. Herm. Meyer, Statik und Mechanik des menschl. Knochengerüstes. 1873.

M beweglich gegen den Knochen A B, mit welchem er mittelst des Gelenkes B verbunden ist. Es ist dann in B der Unterstützungspunkt, und Kraft und Last haben ihren Angriffspunkt auf derselben Seite vom Unterstützungspunkte, nämlich die Kraft an dem Ansatzpunkt m des Muskels M, und die Last entweder im Schwerpunkt s des Gliedes B C oder, falls dieses noch eine äussere Last trägt, in dem gemeinsamen Schwerpunkt der Last und des Gliedes B C. Man ersieht aus dieser Darstellung, dass im Allgemeinen der Angriffspunkt der Kraft näher am Unterstützungspunkt liegt als der Angriffspunkt der Last. Unsere sich bewegenden Glieder sind somit keine Krafthebel, sondern Geschwindigkeitshebel, d. h. es wird eine grössere Kraft verbraucht, als die Last beträgt, dafür aber eine entsprechend grössere Geschwindigkeit bei der Bewegung der Last erzeugt.

Kraft und Last sind am Hebel im Gleichgewicht, wenn sie sich umgekehrt verhalten wie die Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Wird daher mit K die Kraft und mit L die Last bezeichnet, so muss in der obigen Fig. K : L = s B : m B sein. Nun hat aber, während die Kraft die Strecke m n zurücklegte, indessen die Last die Strecke s t zurückgelegt, und es verhält sich m n : s t = m B : s B, d. h. die von Kraft und Last in derselben Zeit zurückgelegten Wege stehen im selben Verhältniss wie ihre Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Hieraus ergibt sich, dass genau ebensoviel an Kraft verloren geht, als an Geschwindigkeit gewonnen wird. Würde etwa die Last bei m, die Kraft bei s ihren Angriffspunkt haben, so wäre der Hebel umgekehrt ein Krafthebel, es würde dann auf Kosten der Geschwindigkeit Kraft gewonnen werden.

Die Wirkung, welche ein Muskel oder eine Muskelgruppe an einem Gelenkhebel ausübt, ist, ausser von der Grösse der aufgewendeten Muskelkraft und der zu bewegenden Last, von der Richtung abhängig, in welcher sowohl der Muskelzug als die Last auf den Hebel einwirken. Kraft und Last sind am wirksamsten, wenn sie in senkrechter Richtung an dem Hebel ziehen; je spitzer der Winkel ist, den ihre Richtung mit derjenigen des Hebels bildet, um so geringer wird ihre Wirkung. Ueber die Richtung, in welcher die Last einwirkt, lässt sich nichts allgemeines aussagen, sie fällt in den meisten Fällen mit dem vom Schwerpunkt zum Boden gefällten Perpendikel zusammen, und sie kann in Bezug auf die Scelettheile mannigfaltig wechseln. Dagegen ist sehr allgemein die Richtung der Kraft eine ungünstige: die Muskeln setzen sich meistens nicht unter annähernd rechten, sondern unter spitzen Winkeln an die Hebel des Scelets an. Dadurch wird nur ein kleiner Theil der vom Muskel ausgeübten Kraft zur wirklichen Bewegung verwendet, ein grösserer Theil geht verloren. Man findet den für die Bewegung nutzbaren Theil der Muskelkraft,

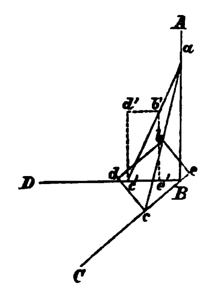


Fig. 156. Zerlegung der Muskelwirkung nach dem Kräfteparallelogramm.

Indem Langer in der oben angegebenen Weise das Kniegelenk als ein Spiralgelenk beschreibt, wobei aber die einzelnen Spiralen verschieden seien, nimmt er zugleich an, dass in diesem Fall incongruente Gelenkflächen auf einander schleifen, da die Gelenkflächen der Tibia den Condylen des Oberschenkels sich nicht anpassen. Dagegen hat Henke darauf aufmerksam gemacht, dass incongruente Berührungsflächen höchstens auf sehr kleine Strecken hin sich von einander abwickeln können. Er nimmt desshalb im Kniegelenk zwei Gelenke, ein oberes und ein unteres, an, welche durch die zwischengelegene Bandscheibe, auf deren Oberflächen die Gelenkenden schleifen, von einander getrennt werden. Auch betrachtet er die Durchschnitte der Oberschenkelcondylen nicht als Spiralen, sondern als Kreise, die aber nicht genau parallel der Medianebene gerichtet seien. Die obere Articulation soll die Streck- und Beugbewegung, die untere Articulation eine rotirende Bewegung um die senkrechte Axe vermitteln, durch Combination beider Drehungen entsteht die Totalbewegung der Tibia am Oberschenkel. Diese letztere Annahme scheint uns nur eine verschiedene Betrachtungsweise und durch die Zerlegung in zwei Articulationen die Auffassung des oberen Gelenks als eines Spiralgelenks nicht ausgeschlossen zu sein. Da, wie oben bemerkt, die einzelnen Spiraldurchschnitte verschieden sind, so bildet die ganze Oberfläche eines Condylus einen Schraubengang, der am rechten Knie rechts und am linken Knie links gewunden ist; hieraus erklärt sich, dass der Unterschenkel bei jeder starken Streckung zugleich nach aussen gedreht wird*).

2) Anordnung der Muskeln. Die Muskeln, welche die in den Gelenken sich berührenden Knochen gegen einander bewegen, sind entsprechend den Axen der Bewegung angeordnet. Bei den einaxigen Gelenken liegen also die Muskeln zu beiden Seiten der Axe (z. B. die Strecker und Beuger am Ellenbogengelenk), bei den mehraxigen Gelenken und den Gelenken mit beweglicher Axe wird die Muskelanordnung verwickelter, indem das Gelenk rings von Muskeln umgeben ist und einzelne derselben bei der Drehung um mehrere Axen betheiligt sein können. Es ist jedoch in dieser Beziehung noch kein einziges Gelenk eingehend genug untersucht worden, so dass es möglich wäre, die in demselben stattfindenden Bewegungen etwa in ähnlicher Weise wie diejenigen des Augapfels (vgl. §. 125) zu analysiren. Wir sind daher auch nur im Stande, die allgemeinsten Principien, die in der Anordnung unserer Sceletmuskeln befolgt sind, anzugeben.

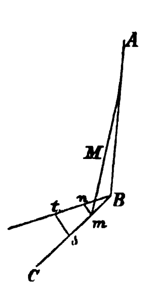


Fig. 155. Verhältniss von Kraft und Last am Gelenkhebel.

Die Bewegungen der Scelettheile folgen allgemein dem Gesetz des einarmigen Hebels. Es sei (Fig. 155) der Knochen BC durch den Muskel

*) Henke, Anatomie und Mechanik der Gelenke, 1863, und Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 33. Langer, Denkschriften der Wiener Akademie. 1856. Herm. Meyer, Statik und Mechanik des menschl. Knochengerüstes. 1873.

M beweglich gegen den Knochen A B, mit welchem er mittelst des Gelenkes B verbunden ist. Es ist dann in B der Unterstützungspunkt, und Kraft und Last haben ihren Angriffspunkt auf derselben Seite vom Unterstützungspunkte, nämlich die Kraft an dem Ansatzpunkt m des Muskels M, und die Last entweder im Schwerpunkt s des Gliedes B C oder, falls dieses noch eine äussere Last trägt, in dem gemeinsamen Schwerpunkt der Last und des Gliedes B C. Man ersieht aus dieser Darstellung, dass im Allgemeinen der Angriffspunkt der Kraft näher am Unterstützungspunkt liegt als der Angriffspunkt der Last. Unsere sich bewegenden Glieder sind somit keine Krafthebel, sondern Geschwindigkeitshebel, d. h. es wird eine grössere Kraft verbraucht, als die Last beträgt, dafür aber eine entsprechend grössere Geschwindigkeit bei der Bewegung der Last erzeugt.

Kraft und Last sind am Hebel im Gleichgewicht, wenn sie sich umgekehrt verhalten wie die Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Wird daher mit K die Kraft und mit L die Last bezeichnet, so muss in der obigen Fig. K : L = s B : m B sein. Nun hat aber, während die Kraft die Strecke m n zurücklegte, indessen die Last die Strecke s t zurückgelegt, und es verhält sich m n : s t = m B : s B, d. h. die von Kraft und Last in derselben Zeit zurückgelegten Wege stehen im selben Verhältniss wie ihre Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Hieraus ergibt sich, dass genau ebensoviel an Kraft verloren geht, als an Geschwindigkeit gewonnen wird. Würde etwa die Last bei m, die Kraft bei s ihren Angriffspunkt haben, so wäre der Hebel umgekehrt ein Krafthebel, es würde dann auf Kosten der Geschwindigkeit Kraft gewonnen werden.

Die Wirkung, welche ein Muskel oder eine Muskelgruppe an einem Gelenkhebel ausübt, ist, ausser von der Grösse der aufgewendeten Muskelkraft und der zu bewegenden Last, von der Richtung abhängig, in welcher sowohl der Muskelzug als die Last auf den Hebel einwirken. Kraft und Last sind am wirksamsten, wenn sie in senkrechter Richtung an dem Hebel ziehen; je spitzer der Winkel ist, den ihre Richtung mit derjenigen des Hebels bildet, um so geringer wird ihre Wirkung. Ueber die Richtung, in welcher die Last einwirkt, lässt sich nichts allgemeines aussagen, sie fällt in den meisten Fällen mit dem vom Schwerpunkt zum Boden gefällten Perpendikel zusammen, und sie kann in Bezug auf die Scelettheile mannigfaltig wechseln. Dagegen ist sehr allgemein die Richtung der Kraft eine ungünstige: die Muskeln setzen sich meistens nicht unter annähernd rechten, sondern unter spitzen Winkeln an die Hebel des Scelets an. Dadurch wird nur ein kleiner Theil der vom Muskel ausgeübten Kraft zur wirklichen Bewegung verwendet, ein grösserer Theil geht verloren. Man findet den für die Bewegung nutzbaren Theil der Muskelkraft,

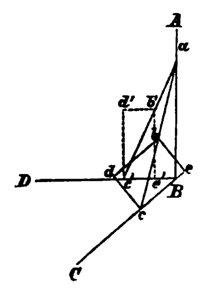


Fig. 156. Zerlegung der Muskelwirkung nach dem Kräfteparallelogramm.

Indem Langer in der oben angegebenen Weise das Kniegelenk als ein Spiralgelenk beschreibt, wobei aber die einzelnen Spiralen verschieden seien, nimmt er zugleich an, dass in diesem Fall incongruente Gelenkflächen auf einander schleifen, da die Gelenkflächen der Tibia den Condylen des Oberschenkels sich nicht anpassen. Dagegen hat Henke darauf aufmerksam gemacht, dass incongruente Berührungsflächen höchstens auf sehr kleine Strecken hin sich von einander abwickeln können. Er nimmt desshalb im Kniegelenk zwei Gelenke, ein oberes und ein unteres, an, welche durch die zwischengelegene Bandscheibe, auf deren Oberflächen die Gelenkenden schleifen, von einander getrennt werden. Auch betrachtet er die Durchschnitte der Oberschenkelcondylen nicht als Spiralen, sondern als Kreise, die aber nicht genau parallel der Medianebene gerichtet seien. Die obere Articulation soll die Streck- und Beugbewegung, die untere Articulation eine rotirende Bewegung um die senkrechte Axe vermitteln, durch Combination beider Drehungen entsteht die Totalbewegung der Tibia am Oberschenkel. Diese letztere Annahme scheint uns nur eine verschiedene Betrachtungsweise und durch die Zerlegung in zwei Articulationen die Auffassung des oberen Gelenks als eines Spiralgelenks nicht ausgeschlossen zu sein. Da, wie oben bemerkt, die einzelnen Spiraldurchschnitte verschieden sind, so bildet die ganze Oberfläche eines Condylus einen Schraubengang, der am rechten Knie rechts und am linken Knie links gewunden ist; hieraus erklärt sich, dass der Unterschenkel bei jeder starken Streckung zugleich nach aussen gedreht wird *).

2) Anordnung der Muskeln. Die Muskeln, welche die in den Gelenken sich berührenden Knochen gegen einander bewegen, sind entsprechend den Axen der Bewegung angeordnet. Bei den einaxigen Gelenken liegen also die Muskeln zu beiden Seiten der Axe (z. B. die Strecker und Beuger am Ellenbogengelenk), bei den mehraxigen Gelenken und den Gelenken mit beweglicher Axe wird die Muskelanordnung verwickelter, indem das Gelenk rings von Muskeln umgeben ist und einzelne derselben bei der Drehung um mehrere Axen betheiligt sein können. Es ist jedoch in dieser Beziehung noch kein einziges Gelenk eingehend genug untersucht worden, so dass es möglich wäre, die in demselben stattfindenden Bewegungen etwa in ähnlicher Weise wie diejenigen des Augapfels (vgl. §. 125) zu analysiren. Wir sind daher auch nur im Stande, die allgemeinsten Principien, die in der Anordnung unserer Sceletmuskeln befolgt sind, anzugeben.

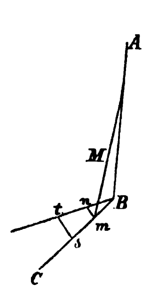


Fig. 155. Verhältniss von Kraft und Last am Gelenkhebel.

Die Bewegungen der Scelettheile folgen allgemein dem Gesetz des einarmigen Hebels. Es sei (Fig. 155) der Knochen BC durch den Muskel

*) Henke, Anatomie und Mechanik der Gelenke, 1863, und Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 33. Langer, Denkschriften der Wiener Akademie. 1856. Herm. Meyer, Statik und Mechanik des menschl. Knochengerüstes. 1873.

M beweglich gegen den Knochen A B, mit welchem er mittelst des Gelenkes B verbunden ist. Es ist dann in B der Unterstützungspunkt, und Kraft und Last haben ihren Angriffspunkt auf derselben Seite vom Unterstützungspunkte, nämlich die Kraft an dem Ansatzpunkt m des Muskels M, und die Last entweder im Schwerpunkt s des Gliedes B C oder, falls dieses noch eine äussere Last trägt, in dem gemeinsamen Schwerpunkt der Last und des Gliedes B C. Man ersieht aus dieser Darstellung, dass im Allgemeinen der Angriffspunkt der Kraft näher am Unterstützungspunkt liegt als der Angriffspunkt der Last. Unsere sich bewegenden Glieder sind somit keine Krafthebel, sondern Geschwindigkeitshebel, d. h. es wird eine grössere Kraft verbraucht, als die Last beträgt, dafür aber eine entsprechend grössere Geschwindigkeit bei der Bewegung der Last erzeugt.

Kraft und Last sind am Hebel im Gleichgewicht, wenn sie sich umgekehrt verhalten wie die Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Wird daher mit K die Kraft und mit L die Last bezeichnet, so muss in der obigen Fig. $K:L = sB:mB$ sein. Nun hat aber, während die Kraft die Strecke m n zurücklegte, indessen die Last die Strecke s t zurückgelegt, und es verhält sich $mn:st = mB:sB$, d. h. die von Kraft und Last in derselben Zeit zurückgelegten Wege stehen im selben Verhältniss wie ihre Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Hieraus ergibt sich, dass genau ebensoviel an Kraft verloren geht, als an Geschwindigkeit gewonnen wird. Würde etwa die Last bei m, die Kraft bei s ihren Angriffspunkt haben, so wäre der Hebel umgekehrt ein Krafthebel, es würde dann auf Kosten der Geschwindigkeit Kraft gewonnen werden.

Die Wirkung, welche ein Muskel oder eine Muskelgruppe an einem Gelenkhebel ausübt, ist, ausser von der Grösse der aufgewendeten Muskelkraft und der zu bewegenden Last, von der Richtung abhängig, in welcher sowohl der Muskelzug als die Last auf den Hebel einwirken. Kraft und Last sind am wirksamsten, wenn sie in senkrechter Richtung an dem Hebel ziehen; je spitzer der Winkel ist, den ihre Richtung mit derjenigen des Hebels bildet, um so geringer wird ihre Wirkung. Ueber die Richtung, in welcher die Last einwirkt, lässt sich nichts allgemeines aussagen, sie fällt in den meisten Fällen mit dem vom Schwerpunkt zum Boden gefällten Perpendikel zusammen, und sie kann in Bezug auf die Scelettheile mannigfaltig wechseln. Dagegen ist sehr allgemein die Richtung der Kraft eine ungünstige: die Muskeln setzen sich meistens nicht unter annähernd rechten, sondern unter spitzen Winkeln an die Hebel des Scelets an. Dadurch wird nur ein kleiner Theil der vom Muskel ausgeübten Kraft zur wirklichen Bewegung verwendet, ein grösserer Theil geht verloren. Man findet den für die Bewegung nutzbaren Theil der Muskelkraft,

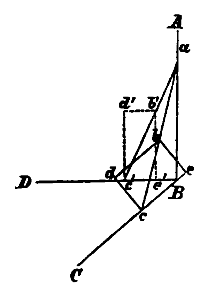


Fig. 156. Zerlegung der Muskelwirkung nach dem Kräfteparallelogramm.

Indem Langer in der oben angegebenen Weise das Kniegelenk als ein Spiralgelenk beschreibt, wobei aber die einzelnen Spiralen verschieden seien, nimmt er zugleich an, dass in diesem Fall incongruente Gelenkflächen auf einander schleifen, da die Gelenkflächen der Tibia den Condylen des Oberschenkels sich nicht anpassen. Dagegen hat Henke darauf aufmerksam gemacht, dass incongruente Berührungsflächen höchstens auf sehr kleine Strecken hin sich von einander abwickeln können. Er nimmt desshalb im Kniegelenk zwei Gelenke, ein oberes und ein unteres, an, welche durch die zwischengelegene Bandscheibe, auf deren Oberflächen die Gelenkenden schleifen, von einander getrennt werden. Auch betrachtet er die Durchschnitte der Oberschenkelcondylen nicht als Spiralen, sondern als Kreise, die aber nicht genau parallel der Medianebene gerichtet seien. Die obere Articulation soll die Streck- und Beugbewegung, die untere Articulation eine rotirende Bewegung um die senkrechte Axe vermitteln, durch Combination beider Drehungen entsteht die Totalbewegung der Tibia am Oberschenkel. Diese letztere Annahme scheint uns nur eine verschiedene Betrachtungsweise und durch die Zerlegung in zwei Articulationen die Auffassung des oberen Gelenks als eines Spiralgelenks nicht ausgeschlossen zu sein. Da, wie oben bemerkt, die einzelnen Spiraldurchschnitte verschieden sind, so bildet die ganze Oberfläche eines Condylus einen Schraubengang, der am rechten Knie rechts und am linken Knie links gewunden ist; hieraus erklärt sich, dass der Unterschenkel bei jeder starken Streckung zugleich nach aussen gedreht wird *).

2) Anordnung der Muskeln. Die Muskeln, welche die in den Gelenken sich berührenden Knochen gegen einander bewegen, sind entsprechend den Axen der Bewegung angeordnet. Bei den einaxigen Gelenken liegen also die Muskeln zu beiden Seiten der Axe (z. B. die Strecker und Beuger am Ellenbogengelenk), bei den mehraxigen Gelenken und den Gelenken mit beweglicher Axe wird die Muskelanordnung verwickelter, indem das Gelenk rings von Muskeln umgeben ist und einzelne derselben bei der Drehung um mehrere Axen betheiligt sein können. Es ist jedoch in dieser Beziehung noch kein einziges Gelenk eingehend genug untersucht worden, so dass es möglich wäre, die in demselben stattfindenden Bewegungen etwa in ähnlicher Weise wie diejenigen des Augapfels (vgl. §. 125) zu analysiren. Wir sind daher auch nur im Stande, die allgemeinsten Principien, die in der Anordnung unserer Sceletmuskeln befolgt sind, anzugeben.

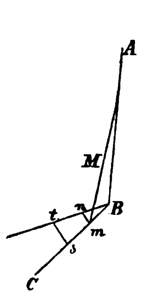


Fig. 155. Verhältniss von Kraft und Last am Gelenkhebel.

Die Bewegungen der Scelettheile folgen allgemein dem Gesetz des einarmigen Hebels. Es sei (Fig. 155) der Knochen BC durch den Muskel

*) Henke, Anatomie und Mechanik der Gelenke, 1863, und Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 33. Langer, Denkschriften der Wiener Akademie, 1856. Herm. Meyer, Statik und Mechanik des menschl. Knochengerüstes, 1873.

M beweglich gegen den Knochen A B, mit welchem er mittelst des Gelenkes B verbunden ist. Es ist dann in B der Unterstützungspunkt, und Kraft und Last haben ihren Angriffspunkt auf derselben Seite vom Unterstützungspunkte, nämlich die Kraft an dem Ansatzpunkt m des Muskels M, und die Last entweder im Schwerpunkt s des Gliedes B C oder, falls dieses noch eine äussere Last trägt, in dem gemeinsamen Schwerpunkt der Last und des Gliedes B C. Man ersieht aus dieser Darstellung, dass im Allgemeinen der Angriffspunkt der Kraft näher am Unterstützungspunkt liegt als der Angriffspunkt der Last. Unsere sich bewegenden Glieder sind somit keine Krafthebel, sondern Geschwindigkeitshebel, d. h. es wird eine grössere Kraft verbraucht, als die Last beträgt, dafür aber eine entsprechend grössere Geschwindigkeit bei der Bewegung der Last erzeugt.

Kraft und Last sind am Hebel im Gleichgewicht, wenn sie sich umgekehrt verhalten wie die Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Wird daher mit K die Kraft und mit L die Last bezeichnet, so muss in der obigen Fig. K : L = s B : m B sein. Nun hat aber, während die Kraft die Strecke m n zurücklegte, indessen die Last die Strecke s t zurückgelegt, und es verhält sich m n : s t = m B : s B, d. h. die von Kraft und Last in derselben Zeit zurückgelegten Wege stehen im selben Verhältniss wie ihre Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Hieraus ergibt sich, dass genau ebensoviel an Kraft verloren geht, als an Geschwindigkeit gewonnen wird. Würde etwa die Last bei m, die Kraft bei s ihren Angriffspunkt haben, so wäre der Hebel umgekehrt ein Krafthebel, es würde dann auf Kosten der Geschwindigkeit Kraft gewonnen werden.

Die Wirkung, welche ein Muskel oder eine Muskelgruppe an einem Gelenkhebel ausübt, ist, ausser von der Grösse der aufgewendeten Muskelkraft und der zu bewegenden Last, von der Richtung abhängig, in welcher sowohl der Muskelzug als die Last auf den Hebel einwirken. Kraft und Last sind am wirksamsten, wenn sie in senkrechter Richtung an dem Hebel ziehen; je spitzer der Winkel ist, den ihre Richtung mit derjenigen des Hebels bildet, um so geringer wird ihre Wirkung. Ueber die Richtung, in welcher die Last einwirkt, lässt sich nichts allgemeines aussagen, sie fällt in den meisten Fällen mit dem vom Schwerpunkt zum Boden gefällten Perpendikel zusammen, und sie kann in Bezug auf die Scelettheile mannigfaltig wechseln. Dagegen ist sehr allgemein die Richtung der Kraft eine ungünstige: die Muskeln setzen sich meistens nicht unter annähernd rechten, sondern unter spitzen Winkeln an die Hebel des Scelets an. Dadurch wird nur ein kleiner Theil der vom Muskel ausgeübten Kraft zur wirklichen Bewegung verwendet, ein grösserer Theil geht verloren. Man findet den für die Bewegung nutzbaren Theil der Muskelkraft,

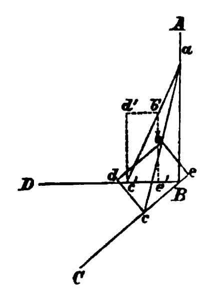


Fig. 156. Zerlegung der Muskelwirkung nach dem Kräfteparallelogramm.

wenn man die ganze Muskelkraft als eine auf der Richtung des Muskelzugs a c abgetragene Länge b c versinnlicht (Fig. 156). Construirt man ein Parallelogramm, in welchem b c die Diagonale ist, und von welchem die eine Seite c d senkrecht auf der Richtung des zu bewegenden Gliedes B C steht, so wird das Parallelogramm durch die Seite c e ergänzt. Durch die Längen c d und c e werden die Seitenkräfte ausgedrückt, in welche sich die Kraft b c zerlegen lässt. Es ist also nur die kleinere Seitenkraft c d der ganzen Muskelkraft, die wirklich zur Bewegung verwendet wird, während die grössere Seitenkraft c e bloss die zwei Gelenkenden an einander presst. Diese ungünstige Lagerung der Muskeln am Scelet, die in dem ganzen Aufbau des letztern nothwendig begründet liegt, gleicht sich jedoch während des Verlaufs der Bewegung mehr und mehr aus. Ist z. B. der Knochen B C in Folge des Muskelzugs in die Stellung B D übergegangen, so werden nun c' d' und c' e' die beiden Componenten der Kraft b' c'. Die auf die Bewegung verwendete Seitenkraft wächst also continuirlich im Verlauf der Bewegung.

Zur Bestimmung der auf einen Scelettheil einwirkenden Muskelkräfte muss man demnach die Richtung und die Stärke des Muskelzugs kennen. Sind die beiden Ansatzpunkte eines Muskels nahezu punktförmig, so geht natürlich die Richtung des Muskelzugs in der geraden Verbindungslinie der Ansatzpunkte. Wenn der Ansatz ausgedehnter ist, so hat namentlich bei verwickelt gebauten Muskeln die exacte Bestimmung der Zugrichtung grössere Schwierigkeiten. Hier muss zuerst jedes parallel oder convergirend nach einem Punkt verlaufende Faserbündel für sich genommen auf seine Zugrichtung bestimmt werden, um dann alle diese einzelnen Zugrichtungen zu einer Resultirenden zusammenzusetzen. Die Muskelkraft ist, wie im §. 105 angegeben wurde, proportional dem Querschnitt. Um nun die in der Zugrichtung ausgeübte Kraft zu finden, muss man, sobald die Fasern nicht selbst in der Zugrichtung verlaufen, die Kraft eines jeden parallelen Faserbündels in ähnlicher Weise in Seitenkräfte zerlegen, wie dies oben in Bezug auf die in der Zugrichtung ausgeübte Kraft geschehen ist, und man hat dann schliesslich die sämmtlichen Seitenkräfte, die in die Zugrichtung fallen, zu addiren. Um die Resultante der Zugrichtung und Zugkraft mehrerer Muskeln, die am nämlichen Hebel wirken, zu finden, ist dasselbe Verfahren einzuschlagen *).

Ueber das Verhältniss, in welchem die Länge der Muskelfasern zur Grösse, um die sie sich verkürzen müssen, steht, hat Ed. Weber Beobachtungen mitgetheilt. Aus denselben ergibt sich, dass die Länge der Muskelfasern des menschlichen Körpers, ungeachtet dieselbe sehr (von 5 bis 453 Mm.) differirt, dennoch überall dem Verhältnisse der Verkürzung, die sie erfahren können, proportional ist. Das Verhältniss der Länge zu dieser Verkürzung ist im Mittel = 1 : 0,47, also nahehin = 2 : 1. — Da der Nutzeffect der Muskeln proportional ihrem Gewicht ist, so suchte Weber vergleichende Zahlen für den Nutzeffect der verschiedenen Muskelgruppen zu erhalten, indem er die Gewichte derselben bestimmte. Hiernach würde sich der mögliche Nutzeffect sämmtlicher Muskeln am

*) Fick, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 9.

Kopf und Rumpf zu demjenigen der oberen Extremitäten verhalten wie 1 : 2, der Nutzeffect der oberen zu demjenigen der unteren Extremitäten wie 2 : 4. Es versteht sich von selbst, dass alle diese Zahlen nur als höchst approximative Werthe zu betrachten sind *).

§. 136. Die Ortsbewegungen des Körpers.

Unter den zusammengesetzten Bewegungen, welche durch die Wirkung einer grösseren Anzahl von Sceletmuskeln entstehen, sind die wichtigsten die Ortsbewegungen. Es können dieselben auf eine so mannigfaltige, durch den Willen modificirte Weise zu Stande kommen, dass eine erschöpfende Betrachtung aller möglichen Ortsbewegungen kaum ausführbar ist. Wir beschränken uns hier auf die Betrachtung des gewöhnlichen Gehens und Laufens, nachdem wir zuvor die Bedingungen der normalen Ruhestellung des Scelets bei aufrechter Haltung, des Stehens, untersucht haben.

Das aufrechte Stehen wird ermöglicht, sobald ein von dem Schwerpunkt des Körpers gezogenes Perpendikel, die Schwerlinie, in den auf dem Boden von den Füssen umschlossenen Raum fällt, und sobald alle diejenigen Gelenke, auf welchen die Last des Rumpfes ruht (Hüft-, Knie- und Fussgelenk), so gesteift sind, dass sich die Gelenkenden nicht gegen einander bewegen können. Der Schwerpunkt des Körpers hat, weil die einzelnen Scelettheile gegen einander beweglich sind, eine etwas wechselnde Lage. Bei ruhigem Herabhängen der Arme fällt derselbe nach Ed. Weber in den oberen Theil (das Promontorium) des Kreuzbeins. Die durch diesen Punkt gezogene, nach aufwärts verlängerte Schwerlinie steigt etwas hinter dem Schwerpunkt des Kopfes herab, liegt vor der Hals- und Brustwirbelsäule, kreuzt die letztere in der Gegend der letzten Brustwirbel, liegt dann hinter den Drehpunkten der Hüftgelenke, fällt hierauf in den Zwischenraum des hintern Theils der Kniegelenke und trifft endlich zwischen den beiden Füssen ungefähr in der Mitte zwischen dem Fersenhöcker und dem Köpfchen des ersten Mittelfussknochens den Boden. Die Steifung der Gelenke geschieht theils durch die Schwere der nach oben von ihnen gelegenen Körpermassen, theils durch die Spannung der Bänder, theils endlich durch die active Anspannung der Muskeln, die letztere ist die Ursache der Ermüdung beim Stehen. Die Wirkung der Schwere auf die Gelenke kann, in ähnlicher Weise wie im vorigen § die Wirkung des Muskelzugs, in eine Drehung erzeugende und in eine das Gelenk zusammendrückende zerlegt werden. Davon befördert die zweite die Steifung des Gelenkes, die erste muss durch die Wirkung der Bänder und Muskeln compensirt werden. So z. B. würden Hüft- und Kniegelenk ohne

*) Ed. Weber, Berichte der Ges. der Wissensch. zu Leipzig, 1849 und 1851.

Bänder und Muskelspannung die Last des aufrecht stehenden Körpers nicht tragen; da die Schwerlinie hinter den Drehpunkten dieser Gelenke herabgeht, so würde der Körper nach hinten fallen. Umgekehrt müssten Kopf, Hals und oberer Theil der Brustwirbelsäule nach vorn sinken, weil sich die Schwerlinie vor den Gelenken dieser Scelettheile befindet. In der That fällt der Körper in dieser Weise, wenn er durch plötzlichen Nachlass der Muskelspannung zusammenbricht. Nur das Fussgelenk befindet sich in einer solchen Lage zur Schwerlinie, dass es auch ohne besondere Muskelspannung die Last des Körpers zu tragen vermag. Jeder Fuss ruht nämlich auf drei Punkten, auf der Ferse, auf dem ersten und auf dem vierten und fünften Mittelfussknochen; der erste Unterstützungspunkt liegt also hinter, die beiden andern liegen vor der Schwerlinie. Jede Drehung, die um einen dieser Punkte stattfinden könnte, wird aber durch die Feststellung der beiden andern Punkte aufgehoben. Uebrigens sind jene unmittelbar auf dem Boden aufruhenden Theile des Mittelfusses durch minder straffe Bänder unter sich und mit der Fusswurzel verbunden als der zweite und dritte Mittelfussknochen. Das Gewölbe, welches die letzteren mit der Fusswurzel bilden, dient daher hauptsächlich zur festen Stütze des Körpers, während der erste und die zwei letzten Mittelfussknochen durch ihre grössere Beweglichkeit sich leichter an den Boden anschmiegen können, was durch die am ersten und letzten Mittelfussknochen befindlichen Sesambeinchen noch befördert wird.

Das normale Gehen besteht in der mit möglichst geringer Muskelanstrengung geschehenden horizontalen Fortbewegung des Körpers. Diese Fortbewegung verlangt, dass nicht bloss eine in horizontaler Richtung fortbewegende Kraft vorhanden sei, sondern dass auch fortan die für das Stehen geforderte Bedingung der Unterstützung des Schwerpunktes erfüllt bleibe. Man kann daher auch das Gehen definiren als die horizontale Fortbewegung des Schwerpunktes bei stetiger Unterstützung desselben durch das Scelet. Diese Bedingungen werden beim Gehen dadurch erfüllt, dass zunächst das eine Bein sich senkrecht unter den Schwerpunkt stellt und dann durch Streckung im Fuss-, Knie- und Hüftgelenk sich verlängert. Hat so das Bein das Maximum seiner Verlängerung erfahren, so hebt es sich durch Beugung im Kniegelenk vom Boden ab, dabei wird durch die Anstemmung des Fusses gegen den Boden eine Kraft ausgeübt, die sich in eine horizontale und eine senkrecht wirkende zerlegen lässt. Von diesen wird die letztere durch die Schwere ganz oder grösstentheils aufgehoben, und die horizontale bewegt den Schwerpunkt nach vorwärts. Dies dauert so lange, bis das Bein das Maximum seiner Streckung erreicht hat. Während dessen schwingt das andere Bein so weit nach vorn, dass es auf den Boden aufgesetzt als Stütze des Schwerpunktes dienen kann, worauf das zweite Bein ganz in derselben Weise wie vorhin das erste die vorwärts bewegende Kraft ausübt. Während dieser Bewegungen der Beine führt auch der Rumpf schwächere Bewegungen aus. Er neigt sich jedesmal

gegen das stemmende Bein hinüber, damit der Schwerpunkt über dasselbe zu liegen kommt. Ausserdem wird der Rumpf unwillkürlich nach vorn geneigt, um so mehr, je schneller das Gehen ist, weil der Rumpf wegen seiner grossen Oberfläche einen bedeutenden Luftwiderstand findet und daher bei aufrechtem Gang leicht hinten übersinken könnte. Endlich wird auch dem Rumpf durch das schwingende Bein eine kleine Drehung um den Schenkelkopf des festgestemmten Beines mitgetheilt. Diese Wirkung wird jedoch dadurch wieder aufgehoben, dass gleichzeitig der dem schwingenden Bein entgegengesetzte Arm nach vorn und der Arm der gleichen Seite nach hinten bewegt wird, was eine entgegengesetzte Drehungswirkung um den feststehenden Schenkelkopf erzeugt. Hieraus erklärt sich also, dass die Pendelbewegung der Beine beim Gehen von einer entgegengesetzten Pendelbewegung der Arme begleitet wird.

Die Vorwärtsbewegung des vom Boden abgelösten Beins geschieht lediglich durch die Schwere. Das Bein schwingt wie ein Pendel um seinen Aufhängungspunkt in der Schenkelpfanne. Die Schrittdauer ist daher abhängig von der Schwingungsdauer des pendelnden Beins und von der Zeit, während welcher beide Beine den Boden gleichzeitig berühren. Bei kürzeren Beinen wird desshalb ein rascherer Gang möglich sein, und man findet, dass bei sehr schnellem Gehen die Schenkelköpfe durch Anziehung der Beine möglichst niedrig getragen werden. Das schnellste Gehen ist dann vorhanden, wenn die Zeit, während welcher beide Beine den Boden berühren, gerade null ist, d. h. wenn das eine Bein im Moment auf den Boden auffällt, wo das andere von demselben gelöst wird. Existirt eine Zwischenzeit, während deren keines der beiden Beine den Boden berührt, so entsteht aus dem Gehen das Laufen. Die Schrittlänge, der bei einem Schritt zurückgelegte Weg, ist abhängig von der senkrechten Höhe des Beines über dem Boden und von der Länge des vom Boden abzuwickelnden Fusses. Bei grösseren Beinen ist also eine grössere Schrittlänge möglich. Da nun hiernach zu schnellem Gehen erforderlich ist, dass grosse Schrittlänge und kleine Schrittdauer sich combiniren, so ist klar, dass um so schnelleres Gehen und Laufen möglich sein wird, je längere Unterextremitäten das Scelet besitzt, denn es steht dann die grösste Schrittlänge zu Gebote und kann doch auch die Schrittdauer durch Niedrigtragen der Schenkelköpfe erheblich verkürzt werden.

Da das Gewicht des Körpers vereinigt in seinem Schwerpunkt gedacht werden kann, so müssen auch die übrigen bei der Ortsbewegung thätigen Kräfte zunächst in ihrer Wirkung auf den Schwerpunkt betrachtet werden. Es sei (Fig. 157) in a der Schwerpunkt gelegen, und das abwärts ziehende Gewicht p des Körpers werde durch die Gerade a b gemessen. Es wird dann die Kraft der Vorwärtsbewegung beim Gehen oder Laufen durch das hinter dem Schwerpunkte in der Richtung d e sich gegen den Boden m stemmende Bein l ausgeübt. Damit eine vorwärts treibende Kraft entstehen könne, muss der Punkt e, gegen welchen der Fuss sich anstemmt, nothwendig hinter dem Fusspunkt f des vom Schwerpunkt

aus gezogenen Lothes r liegen. Wird nun die stossende Kraft s des Beines l durch die Linie b d gemessen, so lässt sich dieselbe nach dem Kräfteparallelogramm in eine verticale und eine horizontale Seitenkraft, a b und a d, zerlegen. Die erstere muss, wenn der Körper nur horizontal fortbewegt werden soll, = p sein; es bleibt dann die Kraft a d = w als die den Schwerpunkt vorwärts treibende Componente der Stemmkraft übrig. Da beim gewöhnlichen Gehen der Körper keine erheblichen Schwankungen in verticaler Richtung macht, so muss hier in der That die Componente a b der Stemmkraft immer dem Gewichte p annähernd das Gleichgewicht halten. Mit der Grösse des Winkels α, welchen das stemmende Bein mit der Schwerlinie des Körpers bildet, muss die Seitenkraft w immer mehr wachsen. Hätte der Körper keinen Widerstand zu überwinden, so würde die in regelmässigen Pausen einwirkende Stemmkraft eine beschleunigte Bewegung zu Stande bringen. Da aber die Reibung des Bodens der Bewegung einen mit ihrer Geschwindigkeit wachsenden Widerstand entgegensetzt, so muss bei jeder Bewegungsweise bald eine Grenze erreicht werden, wo zwischen der beschleunigenden Kraft und dem Widerstand Gleichgewicht eingetreten ist, so dass von da an die Vorwärtsbewegung mit gleichförmiger Geschwindigkeit geschieht. Der Widerstand gegen die Vorwärtsbewegung ist nun aber kein gleichförmig andauernder, sondern er schwankt gleich der Stemmkraft periodisch auf und ab, indem er jedesmal bei dem kurz nach dem Anstemmen des einen Beines erfolgenden Aufsetzen des andern Beines auf den Boden plötzlich verstärkt wird, um dann wieder rasch abzunehmen. Hierdurch wird das Gehen zu einer periodischen Bewegung, analog der Pendelbewegung. Die Verschiedenheiten der Geschwindigkeit innerhalb jeder einzelnen Periode werden aber wesentlich dadurch ausgeglichen, dass das stemmende Bein nicht momentan seine Stosskraft ausübt, sondern dieselbe während der Abwickelung des Fusses vom Boden über eine längere Zeit vertheilt, so zwar, dass beim gewöhnlichen Gehen die Schwingungsdauer des einen Beines gleich der Abwickelungsdauer des andern ist. Je schneller wir gehen, um so kürzer werden beide Zeiträume. Erst beim Laufen aber wird die Abwickelungsdauer kürzer als die Schwingungsdauer.

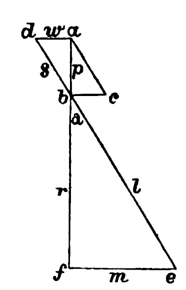


Fig. 157. Zergliederung der Kräfte beim Gehen.

Die Ortsbewegung der Vierfüsser unterscheidet sich von der des Menschen theils durch die Verdoppelung der Stemmkräfte, theils durch die stabile Lage des Körperschwerpunktes. Dadurch sind diese Thiere weit mehr zum Ziehen von Lasten befähigt als der Mensch, während dieser vermöge des verticalen Aufbaues seines Körpers bedeutende Lasten zu tragen im Stande ist. Bei den Vögeln liegt wegen ihres gewichtigen Thorax der Schwerpunkt weit nach vorn, eine Lage, die für die Gehbewegungen ungünstig ist, dagegen den Flugbewegungen zu statten kommt. Der fliegende Vogel stösst mit den Flügeln die Luft zurück, welche ihn daher nach dem Princip der Gleichheit von Wirkung und Gegenwirkung mit gleicher Kraft vorwärts stösst. Aehnlich üben wir beim Schwimmen gleichzeitig mit den Armen und Händen Stösse gegen das Wasser aus, welche den Körper vorwärts treiben. Hierbei ist die vorwärts treibende Kraft wegen der geringen Fläche, welche Arme und Füsse darbieten,

viel geringer, als beim Flug der Vögel. Dafür ist aber das specifische Gewicht des Körpers bei mit Luft gefüllter Lunge etwas kleiner als dasjenige des Wassers, so dass der Körper von selbst über dem Wasser bleibt, wenn man so athmet, dass die Lunge immer möglichst von Luft gefüllt bleibt *).

2. Die Stimmbildung.

§. 137. Bau und akustische Bedeutung des Stimmorgans.

Das Organ der Stimmerzeugung ist der Kehlkopf, als Hülfsorgane dienen die Lungen, die Luftröhre, die Rachen- und Mundhöhle. Der Kehlkopf ist ein membranöses Zungenwerk, das von der Lunge und Luftröhre aus angeblasen wird und dadurch Klänge erzeugt, die theils durch die wechselnde Spannung der in ihm ausgespannten schwingenden Membranen, theils durch die veränderliche Configuration der die Bedeutung eines Ansatzrohres erfüllenden Rachen- und Mundhöhle modificirt werden können. Der Kehlkopf besteht zu diesem Zweck aus einem festen Knorpelgerüste, dessen einzelne Stücke durch Bänder und Muskeln mit einander in Verbindung stehen und dadurch ähnlich wie die Theile des Scelets gegen einander beweglich sind.

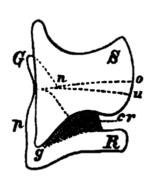


Fig. 158. Schematische Seitenansicht des Kehlkopfs. S Schildknorpel, R Ringknorpel, p dessen verticale Platte, G Giessbeckenknorpel. g Gelenk zwischen Ring- u. Schildknorpel. n o, n u Verlauf der oberen und unteren Stimmbänder. c n musc. cricothyreoideus.

Die für die Stimmerzeugung wesentlichen Knorpel des Kehlkopfs sind: der Schildknorpel, der Ringknorpel und die Giessbeckenknorpel. Der Schildknorpel (S Fig. 158), der grösste unter ihnen, bildet den oberen und vorderen Theil des Kehlkopfs und schliesst wie eine Kapsel die inneren Theile des Kehlkopfs ab. Der Ringknorpel (R) bildet in seinem vordern Abschnitt einen schmalen Bogen nach unten vom Schildknorpel und geht hinten in eine hohe Platte (p) über, welche die hier vom Schildknorpel gelassene Lücke ausfüllt. Die beiden Giessbeckenknorpel (G) endlich sitzen oben auf der Platte des Ringknorpels, symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie. Schild- und Ringknorpel sowie Ring- und Giessbeckenknorpel sind durch elastische Bänder mit einander verbunden, welche, ähnlich den Gelenkbändern, zwischen denjenigen Stellen der Knorpel ausgespannt sind, die gelenkartig auf einander bewegt werden können. So befindet sich ein Band vorn in der Mitte zwischen Schild- und Ringknorpel, es überziehen

---

*) Borelli, de motu animalium, 1680. Ed. u. W. Weber, Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge, 1836. H. Meyer, Müller's Archiv 1853 u. 1869. Henke, a. a. O. Marey, la machine animale, 1873, compt. rend. t. 79.

zwei Bänder rechts und links die zwischen diesen beiden Knorpeln (bei g) befindliche Gelenkkapsel, und es befinden sich zwei ziemlich schlaffe Bänder als Gelenkkapseln zwischen Giessbecken- und Ringknorpel. Zwei Bänderpaare endlich laufen unter der Schleimhaut vom Giessbecken- zum Schildknorpel herüber und bilden dadurch zwei Schleimhautfalten, welche die Stimmritze begrenzen: es sind die oberen und die unteren Stimmbänder (ihr Verlauf ist durch die punktirten Linien n o und n u angedeutet). Beide entspringen dicht über einander vom vordern Fortsatz, dem sogenannten Vocalfortsatz der Giessbeckenknorpel; die obern Stimmbänder laufen ziemlich horizontal nach vorn, die untern divergiren von ihnen etwas nach unten, und so setzen sich beide Paare unter einander an der Innenfläche des Schildknorpels an. Die oberen Stimmbänder sind weit schlaffer und flacher, sie stehen zu der Stimmbildung in keiner unmittelbaren Beziehung. Die unteren Stimmbänder dagegen, die durch Anblasen leicht in Schwingungen versetzt werden können, sind die für die Klangerzeugung erforderlichen Zungen. Die Muskeln des Kehlkopfs sind wesentlich dazu bestimmt, theils diesen Zungen verschiedene Spannungsgrade zu geben, theils die zwischen ihnen befindliche Stimmritze zu verengern und zu erweitern. Die Anspannung der Stimmbänder wird hauptsächlich bewirkt durch die Bewegung des Schild- und Ringknorpels gegen einander in dem zwischen beiden (bei g) befindlichen Seitengelenk. Die Drehung in diesem Gelenk wird ausgeführt durch den Ringschildknorpelmuskel (musc. cricothyreoideus, die Schraffirung c r deutet den Verlauf seiner Fasern an). Die Erschlaffung der Stimmbänder wird dagegen bewirkt entweder durch Nachlass der Spannung des genannten Muskels oder, beim Verbleiben der Knorpel in der vorigen Stellung, durch Verkürzung des in den Falten der Stimmbänder selbst verlaufenden Schildgiessbeckenmuskels (musc. thyreoarytaenoideus, t h a Fig. 159), oder endlich durch beide Momente gleichzeitig. Der Schildgiessbeckenmuskel muss bei seiner Zusammenziehung die beiden Knorpel, zwischen denen er verläuft, einander nähern und dadurch das Stimmband erschlaffen; unterstützt wird er in dieser Wirkung durch den im Innern des Kehlkopfs verlaufenden seitlichen Ringgiessbeckenmuskel (cricoarytaenoideus lateralis c r l), welcher bei fixirtem Ringknorpel ebenfalls den Giessbeckenknorpel nach vorn zu ziehen und dadurch das Stimmband zu verkürzen vermag. Die Verengerung der Stimmritze wird vorzugsweise durch die zwischen den beiden Giessbeckenknorpeln ausgespannten Muskeln bewirkt (arytaenoideus transversus und arytaenoidei obliqui, a t und a o Fig. 160), die bei ihrer Zusammenziehung die Giessbeckenknorpel und die an diesen sich ansetzenden Stimmbänder einander nähern müssen. Unterstützt wird ihre Wirkung durch die des oben erwähnten seitlichen Ringgiessbeckenmuskels: da nämlich der vordere Ansatzpunkt dieses Muskels der Medianlinie näher liegt als der hintere, so muss er die Stimmritze in ihrem hinteren Theile verengern. Die Erweiterung der Stimmritze geschieht theils durch Erschlaffung der Stimmritzenverengerer,

theils durch die Zusammenziehung des hintern Schildgiessbeckenmuskels (cricoarytaenoideus posticus, c r p). Der letztere entspringt von der Platte des Ringknorpels, verläuft convergirend nach oben und setzt sich an dem hintern Fortsatz, dem Muskelfortsatz, des Giessbeckens an: er dreht bei seiner Verkürzung den Vocalfortsatz nach aussen und erweitert daher die Stimmritze namentlich in ihrem hintern Theil.

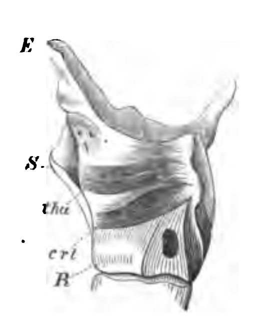


Fig. 159. Senkrechter Durchschnitt des Kehlkopfs. S Schild-, R Ringknorpel, E Kehldeckel. t h a musc. thyreoarytaenoideus, c r l musc. cricoarytaenoideus lateralis.

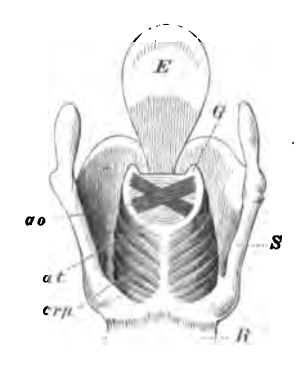


Fig. 160. Hintere Ansicht des Kehlkopfs. R, S, G, E wie oben. a t arytaenoideus transversus, a o arytaenoidei obliqui, c r p cricoarytaenoideus posticus.

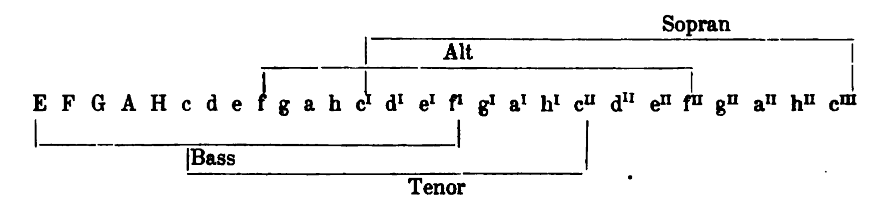
Neben diesen Bewegungen der einzelnen Kehlkopfknorpel gegen einander sind für die Stimmbildung auch die Bewegungen des ganzen Kehlkopfs von Bedeutung. Der Kehlkopf kann in die Höhe gehoben oder herabgezogen werden. Ersteres geschieht bei fixirtem Zungenbein durch die Zungenbeinschildknorpelmuskeln oder mit dem Zungenbein durch die Hebemuskeln desselben, letzteres geschieht durch die Brustschildknorpelmuskeln sowie durch die Herabzieher des Zungenbeins.

Indem die oben angeführten Spannmuskeln der Stimmbänder und die Erweiterer oder Verengerer der Stimmritze in ihrer Wirkung sich mehrfach combiniren, kann die Stimmritze sehr verschiedene Formen annehmen. Sie ist entweder in ihrer ganzen Länge gleichmässig geschlossen (lineare Form), oder sie ist nach vorn verengert, hinten erweitert (Dreiecksform mit nach hinten gekehrter Basis), oder sie ist in der Mitte am meisten erweitert, hinten und vorn verengert (Rautenform), oder es ist endlich die ganze Stimmritze bis zu den beiden Vocalfortsätzen geschlossen, hinter diesen (zwischen den Giessbeckenknorpeln) aber erweitert, man bezeichnet die hintere Oeffnung in diesem Fall als Athmungsritze*).

*) Merkel, der Kehlkopf, 1873. Raehlmann, Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 69. Jelenffy (über die Wirkung des musc. cricothyreoideus), Pflüger's Archiv Bd. 7.

§. 138. **Akustische Eigenschaften der menschlichen Stimme. Bedingungen der Stimmbildung.**

Die menschliche Stimme bewegt sich innerhalb der Tonhöhen von $3^1/_2$ Octaven; im Mittel hat ihr tiefster Ton 80, ihr höchster 1024 Schwingungen in der Sec. Die Einzelstimmen theilen sich so in diesen Umfang, dass keine mehr als 2 bis $2^1/_2$ Octaven umfasst. Man unterscheidet die Stimmen nach der Höhe der ihnen angehörenden Töne in Bass, Tenor, Alt und Sopran. Diese theilen die gesammte Tonleiter der Menschenstimme unter sich nach folgendem Schema:



Die menschliche Stimme hat eine eigenthümliche, von begleitenden Obertönen herrührende Klangfärbung. Diese Klangfärbung zeigt namentlich individuelle Verschiedenheiten. Scharfe und helle Stimmen haben eine grössere Anzahl von Obertönen als dumpfe und weiche. Bei der Sprechstimme ist die Klangfarbe weit schärfer als bei der Gesangsstimme; zugleich wird bei der ersteren der Klang immer von Geräuschen begleitet, so dass die Tonhöhe schwer zu bestimmen ist. Auch jene Unterschiede, die man als Brust- und als Fistelstimme bezeichnet, beruhen auf Unterschieden der Klangfärbung. Die Stärke der menschlichen Stimme ist eine theils individuell, theils nach der Tonhöhe wechselnde; in den tiefen Lagen ist die Stimme immer weniger stark als in den höheren.

Die Obertöne, welche die Klangfarbe der menschlichen Stimme ausmachen, kann ein sehr feines musikalisches Ohr zuweilen unmittelbar aus der Gesangsstimme heraushören. Sicherer bedient man sich zu diesem Zweck der in §. 131 erwähnten Resonanzröhren. Die Obertöne der menschlichen Stimme sind, wie Helmholtz bemerkt, mit unbewaffnetem Ohr schwieriger zu erkennen als diejenigen musikalischer Instrumente, wahrscheinlich weil wir die Klänge der Stimme mehr als andere immer als ein Ganzes aufzufassen gewohnt sind.

Die Bedingungen zur Stimmerzeugung liegen in dem eigentlichen Stimmorgan, dem Kehlkopf. Dieser wirkt als ein Zungeninstrument, dem Lunge und Luftröhre als Windkasten, Mund- und Rachenhöhle als Ansatzrohr beigegeben sind. Die Art der Ausspannung der Stimmbänder, von der Mitte aus nach beiden Seiten schräg abfallend, ist, wie sich an künstlichen Zungen nachweisen lässt, für die Tonerzeugung die günstigste. Von den musikalischen Instrumenten ähnlicher Art, den Zungenpfeifen, unterscheidet sich der Kehlkopf dadurch, dass in ihm die wechselnde

Spannung der membranösen Zungen die Höhe des Tons verändert, während diese bei allen Zungenpfeifen durch den mit den schwingenden Zungen verbundenen Luftraum (das Ansatzrohr) bestimmt wird. Die Mundhöhle ist ein zu kurzes und weites Ansatzrohr, ihre Wandungen sind zu nachgiebig, als dass sie in hinreichend starke Eigenschwingungen gerathen könnten, um die Schwingungen der Stimmbänder sich anzupassen; die Form der Mundhöhle bestimmt daher nur, wie wir in §. 139 sehen werden, gewisse Klangfärbungen der Stimme, welche die Eigenthümlichkeit der verschiedenen Vocale ausmachen, und veranlasst gewisse sich beimengende Geräusche, welche für die Consonanten der Sprache charakteristisch sind.

Die Zungenpfeifen zerfallen nach der Art, wie der Ton in ihnen erzeugt und die Tonhöhe abgestuft wird, in folgende Classen: 1) Instrumente, bei welchen der Ton von der Schwingungsdauer der steifen, metallischen Zunge abhängig, diese aber unveränderlich ist (Orgel, Physharmonica), hier ist für die Erzeugung jedes einzelnen Tons eine andere Zunge nöthig; 2) Instrumente, bei welchen eine aus leichtem elastischem Holze gebildete Zunge ein Geräusch hervorbringt, welches Töne von sehr verschiedener Höhe enthält, deren einer durch das Ansatzrohr verstärkt wird (Holzblaseinstrumente, wie Clarinette, Oboe, Fagott), hier dient dieselbe Zunge für die ganze Notenreihe, verschiedene Tonhöhen werden hauptsächlich durch Veränderung der akustischen Länge des Ansatzrohrs (Oeffnen der Seitenlöcher) hervorgebracht; 3) Instrumente, bei welchen membranöse Zungen, die Lippen, durch Anblasen in Schwingungen versetzt werden, welche sich den Schwingungen der Luftsäule, mit welchen die Zungen in Verbindungen stehen, anpassen, wobei übrigens die Form und Spannung der Lippen dafür bestimmend ist, ob der Grundton oder einer der Obertöne des Rohrs anspricht (Blechinstrumente), hier ist gleichfalls der Ton von der Ansatzröhre abhängig, die Veränderung der Zunge gibt nur den Ausschlag, welcher von den Eigentönen dieser Ansatzröhre erklingt; 4) Instrumente, bei welchen membranöse Zungen theils dadurch, dass ihre Spannung veränderlich ist, theils dadurch, dass ein grösserer oder kleinerer Theil ihrer Länge für sich schwingt, den umgebenden Luftraum in Schwingungen von sehr verschiedener, dem Ton der Zungen genau entsprechender Geschwindigkeit versetzen können. Das einzige Instrument dieser Art ist der Kehlkopf. Sein grosser Vorzug besteht hauptsächlich darin, dass er innerhalb des ihm möglichen Umfangs die feinste Abstufung der Tonhöhen möglich macht, während er zugleich von allen vollkommeneren Zungeninstrumenten bei weitem den geringsten Raum einnimmt *).

Die Erfordernisse für die Bildung von Tönen mittelst des Stimmorgans sind: der Schluss der Stimmritze und die Spannung der unteren Stimmbänder. Ohne einen gewissen Schluss der Stimmritze kann überhaupt kein Ton zu Stande kommen. Die Muskeln, welche diesen Verschluss bewirken, sind der cricoarytaenoideus lateralis, der thyreoarytaenoideus und die arytaenoidei proprii (transversus und obliqui). Ziehen sich der crico-

---

*) W. Weber, Poggendorff's Annalen, Bd. 16 u. 17. Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen.

und thyreoarytaenoideus zusammen, so wird dadurch der vordere Theil oder die eigentliche Stimmritze geschlossen, während der hinterste, zwischen den Giessbeckenknorpeln gelegene Abschnitt, die Athemritze, noch offen bleibt. Es kann hierbei die Stimme immer nur schwach anklingen, da der Luft ein zweiter Ausweg neben der vordern Stimmritze gegeben ist. Einigermassen kann zwar der Verschluss der Athemritze schon durch die thyreoarytaenoidei erfolgen, vollständig geschieht das aber erst durch die Contraction der arytaenoidei proprii; ein starkes Anklingen der Stimme muss daher stets mit der Contraction auch dieser Muskeln verbunden sein.

Die Spannung der Stimmbänder wird namentlich durch die Verschiebung des Schildknorpels gegen die Giessbeckenknorpel verändert. Wir haben im vorigen § gesehen, dass durch die cricothyreoidei der Abstand zwischen den genannten Knorpeln vergrössert, durch die thyreoarytaenoidei verringert wird, jene wirken daher als Anspanner, diese als Abspanner der Stimmbänder. Ausserdem aber spannt der von der Luftröhre aus wirkende Luftstrom die Stimmbänder an; dieser Luftstrom kann, wenn nur die Stimmritze geschlossen ist, auch bei schlaffen Stimmbändern einen Ton erzeugen.

Die Veränderungen der Tonhöhe geschehen theils durch die veränderliche Spannung der Stimmbänder, theils dadurch, dass bald das ganze Stimmband, bald nur ein grösserer oder kleinerer Abschnitt desselben in Schwingungen geräth. Man kann sich hiervon ebensowohl am lebenden wie am todten Kehlkopf überzeugen. Am lebenden Kehlkopf fühlt man, wenn die Tonhöhe steigt, die vordern Kanten des Schild- und Ringknorpels sich einander annähern, was eine grössere Spannung der Stimmbänder zur Folge haben muss; ausserdem ist zu den höheren Tönen eine grössere Luftspannung in der Trachea erforderlich, wesshalb wir die höchsten Töne nur forte, die tiefsten nur piano zu singen vermögen. Diese grössere Luftspannung muss aber wieder eine grössere Spannung der Stimmbänder veranlassen. Untersucht man mittelst eines Kehlkopfspiegels die Stimmritze, so sieht man, dass bei den tieferen Tönen die ganzen Stimmbänder nebst den Knorpelrändern schwingen, während bei den höheren Tönen die Ränder der Stimmfortsätze sich an einander legen und die Bänder allein schwingen; bei noch höheren Tönen wird zugleich die Stimmritze enger. Diese Beobachtungen werden durch die Versuche am todten Kehlkopf bestätigt. Anspannung der Stimmbänder macht an demselben die Tonhöhe steigen, das nämliche tritt ein, wenn die Stimmbänder verkürzt oder verschmälert werden.

Die angeführten Thatsachen erklären vollständig die Leistungen des menschlichen Stimmorgans. Gespannte elastische Bänder, wie die Stimmbänder, müssen, wenn ein Luftstoss sie trifft, nach den nämlichen Gesetzen wie gespannte Saiten in Schwingungen gerathen. Sie müssen, wenn sie angeblasen werden, ausweichen, bis ihre elastische Spannung der Luftspannung das Gleichgewicht hält; da aber hierbei zugleich die

Stimmritze sich etwas öffnet, und damit die Luftspannung abnimmt, so kehren die Bänder alsdann sogleich wieder nahezu in ihre frühere Lage zurück, die Stimmritze wird also wieder geschlossen, die Luftspannung steigt nochmals, u. s. f. Man sieht leicht, dass auf diese Weise die Stimmbänder in regelmässige Schwingungen gerathen müssen. Die Zahl der Schwingungen, die sie so in der Zeiteinheit ausführen, ist abhängig von ihrer Länge und von ihrem Spannungsgrad. Es scheint, dass in den tieferen Lagen die Tonhöhe zunächst in der vorhin nach Beobachtungen am lebenden Kehlkopf geschilderten Weise durch allmälige Verkürzung der schwingenden Bänder abgestuft wird, und dass erst in den höheren Lagen dies durch Zunahme der Spannungen bei gleichbleibender Länge geschieht.

Ausser den Formänderungen am Kehlkopf, namentlich an den Stimmbändern, die für die Tonabstufung das Wesentliche sind, beobachtet man auch Lageänderungen des ganzen Kehlkopfs: beim Emporgehen des Tons steigt der Kehlkopf in die Höhe, beim Heruntergehen des Tons sinkt er herab; wahrscheinlich hat dies die Bedeutung, dass einerseits die Mundhöhle als Ansatzrohr beim Emporsteigen des Kehlkopfs verkleinert, anderseits die Wandung der Luftröhre stärker gespannt wird, wodurch sie die Gewalt des Luftstroms weniger hemmt. Die individuellen Differenzen der Menschenstimmen hinsichtlich der Tonhöhen sind von der Grösse des Kehlkopfs abhängig: die kleineren Kehlköpfe haben höhere, die grösseren tiefere Stimmen. Der Unterschied der Brust- und der Fistelstimme entsteht nach Helmholtz wahrscheinlich dadurch, dass an den Stimmbändern noch viel weiches, unelastisches Gewebe befindlich ist, welches bei der Bruststimme als Belastung die Schwingungen der elastischen Bänder verlangsamt, während bei der Fistelstimme die unter den Bändern gelegenen Schleimhautmassen zur Seite gezogen werden, wodurch das Gewicht des schwingenden Theils vermindert wird.

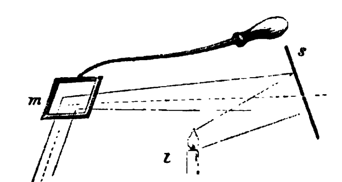


Fig. 161. Kehlkopfspiegel.

Zur Untersuchung des Kehlkopfs während der Hervorbringung von Tönen bedient man sich des Kehlkopfspiegels von Garcia und Czermak (Fig. 161). Derselbe besteht aus dem Silberspiegel m, der in den Pharynx gebracht wird, und aus dem in der Mitte durchbohrten Beleuchtungsspiegel s. Letzterer reflectirt die Strahlen eines möglichst intensiven Lichtes l nach dem Spiegel m, dieser reflectirt sie nach abwärts in den Kehlkopf: von da werden sie theilweise wieder nach m und von m nach s zurückgeworfen, wo sie das durch die Oeffnung dieses Spiegels blickende Auge des Beobachters auffasst. Man kann nach dieser Methode unter günstigen Verhältnissen bis zur Theilungsstelle der Luftröhre herabblicken. Bei den tiefsten Tönen stört die Bedeckung durch den Kehldeckel; bei allmäliger Erhöhung des Tons beobachtet man die oben nach Garcia und Czermak geschilderten Erscheinungen. Den Einfluss der Spannung der Stimmbänder hat J. Müller am todten Kehlkopf zu ermitteln

gesucht, indem er die Hinterwand des Kehlkopfs fixirte, die Stimmritze durch Aneinanderpressung der Giessbeckenknorpel schloss und dann die Stimmbänder durch einen auf die Schildknorpel mittelst über eine Rolle laufender Gewichte ausgeübten Zug in Spannung versetzte*).

Die Nerven des Stimmorgans sind der obere und untere Kehlkopfnerv. Der erstere ist vorwiegend sensibel, nur der musc. cricothyreoideus soll aus ihm einen Faden empfangen; der letzere ist ausschliesslich motorisch, er versorgt die sämmtlichen übrigen Kehlkopfmuskeln. Durchschneidung des untern Kehlkopfnerven bewirkt Stimmlosigkeit, ebenso wird diese, wie Bischoff beobachtet und Bernard bestätigt hat, nach Durchschneidung des nerv. accessorius in der Schädelhöhle beobachtet. Bernard vermuthet daher, dass der Accessorius der ausschliessliche Stimmnerv sei**).

§. 139. Bildung der Sprachlaute.

Die Sprachlaute entstehen durch Formveränderungen der Mundhöhle, in Folge deren der in der Mundhöhle erzeugte Schall theils besondere Klangfärbungen annimmt, theils verschiedenen Geräuschen sich beimengt. Gewöhnlich ist es der durch das Stimmorgan hervorgebrachte Schall, welcher sich mit jenen Klangfärbungen und Geräuschen verbindet, es entsteht auf diese Weise die Lautsprache. Aber auch jedes andere in der Mundhöhle gebildete Geräusch, namentlich das durch blosses Ausstossen der Luft aus der Luftröhre entstehende, kann zu Sprachlauten Veranlassung geben; auf letztere Weise entsteht die Flüstersprache.

Auf der Erzeugung besonderer Klangfärbungen des Schalls beruht die Bildung der Vocale. Die Vocale zerfallen nach der Stellung der Mundtheile in folgende drei Reihen, zu denen der Vocal A den gemeinsamen Ausgangspunkt bildet:

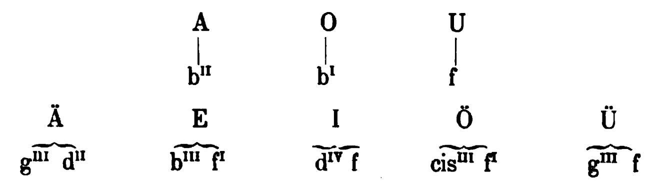
$$A\begin{cases}E \;.\;.\;.\;.\; I\\ Ö \;.\;.\;.\;.\; Ü\\ O \;.\;.\;.\;.\; U\end{cases}$$

Die Ursache des Vocalklangs liegt in der Resonanz, welche die Mundhöhle bei ihren verschiedenen Stellungen gibt. Bei jeder Stellung sind es bestimmte Obertöne, welche dem durch die Spannung der Stimmbänder bestimmten Grundtone sich beimengen; sie bilden die charakteristischen Obertöne des Vocalklangs. Die Vocale A, O, U besitzen nach Helmholtz je einen charakteristischen Oberton. Am tiefsten liegt dieser beim U, etwas höher beim O und noch höher beim A. Die Vocale Ä, E und I

*) Müller, Handbuch der Physiologie, Bd. 2. Merkel, Anthropophonik, 1857, der Kehlkopf, 1873. Czermak, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 29. Schmidt, die Laryngoskopie an Thieren, 1873.

**) Bischoff, de nerv. accessor. Willisii, 1832. Bernard, archives générales de médecine, 1844.

haben zwei charakteristische Töne, einen höheren und einen tieferen Resonanzton. Die höheren setzen die aufsteigende Reihe der Vocale U, O und A fort; die tieferen Töne bilden eine absteigende Reihe, deren letzter, der zweite Resonanzton des I, ungefähr mit dem Resonanzton des U übereinstimmt. Ebenso haben die Vocale Ö und Ü zwei Resonanztöne, von denen die höheren ungefähr um eine Quarte tiefer liegen als die des E und I, während die tieferen damit übereinstimmen. Die charakteristischen Obertöne der einzelnen hier aufgeführten Vocale sind nach Helmholtz folgende, wenn b der von den Stimmbändern angegebene Grundton ist:



Bei den Vocalen A, O, U ist wahrscheinlich desshalb nur ein stärker erklingender Resonanzton vorhanden, weil bei ihrer Aussprache die Mundhöhle eine einzige Resonanzröhre ohne verengerte Stellen bildet. Dem A entspricht eine vom Kehlkopf an nach vorn sich gleichmässig erweiternde Trichtergestalt, dem O eine im vordersten Abschnitt sich wieder etwas verengernde und dem U die vorn am meisten verengerte Form der Mundhöhle. Bei der Vocalreihe Ä, E, I dagegen ist der vordere Abschnitt der Mundhöhle erweitert, während eine Verengerung zwischen dem vordern Theil der Zunge und dem harten Gaumen besteht. Die Form der Mundhöhle nähert sich dabei derjenigen einer enghalsigen Flasche; der hintere Raum wird beim Uebergang zum E und I weiter, der vordere Raum, der Hals der Flasche, enger. Es ist klar, dass auf diese Weise zwei vorherrschende Resonanztöne entstehen können, ein tieferer, herrührend von der Resonanz im hinteren Raum, ein höherer, herrührend von der Resonanz im vorderen Raum; die Tonhöhe des ersten muss sinken, die des zweiten steigen beim Uebergang zu E und I, weil dort der Raum weiter, hier enger wird. Aehnlich verhält es sich mit Ö und Ü. Beim Ö haben wir im Innern des Mundes eine Stellung, die zwischen E und Ä, beim Ü eine solche, die zwischen E und I in der Mitte liegt; ausserdem verengern sich aber auch die Lippen ungefähr wie bei O und bei U. Auch hier ist also die Mundhöhle flaschenähnlich in zwei Räume getrennt, wobei aber der Resonanzton des vordern Abschnitts wegen der grösseren Verlängerung desselben etwas tiefer liegen muss als bei den Vocalen der vorigen Reihe.

Die Theorie der Vocale wurde durch die Arbeiten von Donders und Helmholtz begründet. Davon dass es bloss die Form der Mundhöhle ist, welche den Vocalklang hervorbringt, kann man sich durch einen sehr einfachen Versuch überzeugen: man schlägt, während die Mundhöhle in die Stellung für einen bestimmten Vocal gebracht ist, auf die Zähne, der entstehende Schall hat dann deutlich die Eigenthümlichkeit des Vocalklangs. Wenn man ferner gegen

die Saiten des Claviers singt, dessen Dämpfer gehoben ist, so klingt der gesungene Vocal wieder. Donders suchte die charakteristischen Vocaltöne zu finden, indem er die Tonhöhe des Luftgeräusches bei der Flüsterstimme ermittelte. Helmholtz gelang es künstlich Vocale hervorzubringen, indem er Stimmgabeln in Schwingungen versetzte, deren Töne durch vorgesetzte Resonanzröhren verstärkt wurden. Als Grundton wählte er das b (von 240 Schwingungen in der Sec.), das als einfacher Ton für sich allein dem Vocal U nahe kommt: verbunden mit dem ersten Oberton b^{I} entsteht O, mit dem vierten Oberton b^{II} A, u. s. w. Nach dem gleichen Princip hat G. Appunn einen Vocalapparat aus Zungenpfeifen zusammengesetzt. Zwischen den Angaben von Donders, Helmholtz und Merkel über die charakteristischen Töne der einzelnen Vocale bestehen einige Differenzen, welche leicht darin ihren Grund haben können, dass es sich, wie Fel. Auerbach bemerkt hat, streng genommen nicht um einen charakteristischen Ton sondern vielmehr um eine Gegend der charakteristischen Tonhöhen handelt. Der erstere ist nicht ein isolirter Punkt sondern das Maximum einer gewissen Curve. Dies geht schon daraus hervor, dass wir verschieden hohen Klängen den nämlichen Vocalcharakter zu ertheilen vermögen. Nun sind aber in jedem Klang nur Obertöne von der 2-, 3-, 4fachen u. s. w. Schwingungszahl enthalten. Mit der Veränderung des gesungenen oder gesprochenen Grundtons muss also auch der charakteristische Oberton etwas wechseln. Immerhin werden dadurch der Deutlichkeit des Vocalklangs gewisse Grenzen gesetzt, indem die dumpfen Vocale bei hohen, die hellen aber bei tiefen Stimmlagen schlecht ansprechen. Noch eine grössere Breite als Auerbach nimmt Grassmann für die charakteristischen Obertöne an. Nach ihm existiren überhaupt nicht bloss ein oder zwei sondern eine ganze Reihe charakteristischer Obertöne, welche für das U am tiefsten (bis zu C_3), für das I am höchsten (von e_4 an) gelegen sind; zwischen beiden (von C_3 bis e_4) liegen die Obertöne des Ü, das A aber liegt ausserhalb dieser Reihe, indem bei ihm immer die unmittelbaren Obertöne des Grundtons ungehemmt erklingen. Die Vocale Ä, E, O u. s. w. endlich liegen zwischen A und der U-I-Reihe, so dass man das System der Vocalklänge, analog dem Farbensystem, durch ein Dreieck dargestellt denken kann, dessen Basis durch die Reihe U-Ü-I gebildet wird, während die Spitze dem A entspricht; auf der Seite A-U liegt dann der Uebergang durch O, auf der Seite A-I das Ä und E*).

Die Consonanten entstehen, wenn der exspirirte Luftstrom dadurch, dass die Mundhöhle an irgend einer Stelle stark verengt oder geschlossen wird, in unregelmässige Schwingungen geräth und so ein Geräusch erzeugt. Nach dem Ort des Verschlusses lassen sich die Consonanten in drei Abtheilungen bringen: 1) Bei den Lippenbuchstaben, P, B, F, V, W, M, bilden die Lippen mit einander oder eine der Zahnreihen mit den Lippen den Verschluss. 2) Bei den Zungenbuchstaben, T, D, S, L, N, entsteht

*) Donders, Archiv für die holländischen Beiträge, Bd. 1. Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen, 4. Aufl. Merkel, Physiologie der menschlichen Sprache, 1866. Appunn, Berichte der Wetterauer Gesellschaft, 1868. Fel. Auerbach, Poggendorff's Ann., Ergänzungsbd. 8. H. Grassmann, ebend. n. F. Bd. 1.

dieser durch das Anlegen der Zunge an die Zähne oder den harten Gaumen. 3) Bei den Gaumenbuchstaben, K, G, Ch, J, Ng, wird derselbe durch den hinteren Theil der Zunge und des Gaumens gebildet. Das R kann zu allen drei Gruppen gehören, es entsteht immer, wenn die Ränder des in der Mundhöhle gebildeten Verschlusses in hörbare Vibrationen gerathen; man unterscheidet darnach ein R labiale, linguale und gutturale. Nach der Art des Verschlusses unterscheidet man: 1) Verschlusslaute, sie entstehen durch plötzliches Oeffnen (explosiv) oder plötzliches Schliessen (prohibitiv) der verengten Stelle: P, B, F, D, K, G. 2) Reibungsgeräusche, bei ihnen bleibt eine kleine Spalte, welche durch den vorbeistreichenden Luftstrom in Erzitterungen geräth: F, V, W, S, Ch, J, L. 3) Resonanten, der Verschluss bleibt bestehen, während ein Luftstrom durch die Nase getrieben wird: M, N. 4) Zitterlaute, die lose geschlossene Verschlussstelle geräth durch den Exspirationsstrom in Schwingungen: R labiale, linguale und gutturale. Gewissermassen in der Mitte zwischen den Vocalen und Consonanten steht das H (spiritus asper), bei welchem keinerlei Verschluss der Mundtheile stattfindet, aber auch der Raum der Mundhöhle keine zur Resonanz eines charakteristischen Vocaltones geeignete Form annimmt. Der einfache Exspirationshauch wird unmittelbar zum H, wenn bei verengerter Stimmritze die Luft mit einiger Kraft ausgetrieben wird (Czermak).

Demgemäss lassen sich die Consonanten folgendermassen classificiren:

	Verschlusslaute	Reibungsgeräusche	Resonanten	Zitterlaute
Lippenbuchstaben	P, B	F, V W	M	R labiale
Zungenbuchstaben	T, D	S, Sch, L, (engl. th, franz. j)	N	R linguale
Gaumenbuchstaben	K, G	Ch, J	Ng	R gutturale

Zusammengesetzte Consonanten entstehen lediglich durch Combination mehrerer einfacher, so z. B. Z aus T und S, X aus K und S, u. s. w.

Ueber die Bildung der wesentlichsten Consonanten ist noch Folgendes zu bemerken:

1. Lippenbuchstaben. p wird durch ein plötzliches Oeffnen der vorher geschlossenen oder ein plötzliches Schliessen der vorher geöffneten Lippen erzeugt, während ein Luftstrom gegen die Mundöffnung dringt. b und w entstehen auf dieselbe Weise, nur nimmt bei ihnen die Spannung der Lippen immer mehr ab. f entsteht durch Anlegen der oberen Schneidezähne an die Unterlippe, v ist ein milderes f.

2. Zungenbuchstaben. t und d entstehen durch Anstemmen der Zunge gegen Schneidezähne und Gaumen, beim d geschieht dieses Anstemmen minder energisch. Beim s und sch (sowie beim engl. th, franz. j) wird die Zunge nicht vollständig an den Gaumen angelegt, sondern es bleibt ein kleiner Spalt, durch welchen die Luft hindurchgetrieben wird. l entsteht, wenn, während die Zunge an den Gaumen angestemmt ist, die Luft seitlich neben den Backzähnen durchstreicht. Beim n wird die Zunge wieder ebenso gestellt, der Luftstrom aber durch die Nase getrieben.

3. Gaumenbuchstaben. k und g entstehen, indem der hintere Theil der Zunge an den Gaumen fester oder loser sich anlegt, während der Luftstrom dagegen dringt. Beim ch bleibt zwischen Zunge und Gaumen eine kleine Oeffnung, durch welche die Luft streicht; j hat dieselbe Stellung bei tönender Stimmritze; das gutturale n (ng) endlich entsteht, wenn in dieser Stellung der Luftstrom durch die Nase getrieben wird.

Der Name Consonanten (Mitlauter) im Gegensatz zu den Selbstlautern (Vocalen) ist kein vollkommen zutreffender, da auch den meisten Consonanten ein selbstständiger Laut zukommt, nur ist dieser kein Klang, wie bei den Vocalen, sondern ein Geräusch. Nun lässt sich aber schliesslich auch jedes Geräusch in einfache pendelartige Schwingungen auflösen (S. 718), streng genommen müsste also eine ebensolche physikalische Analyse, wie sie bei den Vocalen ausgeführt ist, auch bei den Consonanten möglich sein. In der That lässt sich nach Oscar Wolf bei der grössten Zahl der Consonanten nachweisen, dass die Mundhöhle auf einen charakteristischen Ton abgestimmt ist. Um denselben zu ermitteln, benützte er, wie Donders bei den Vocalen, die Flüstersprache. So glaubt er für P und B c^{I}, für K, G d^{II}, für T, D fis^{II}, für J, V a^{II} oder a^{III}, für S c^{V}, für Sch, G, Ch d^{IV}, für R aber das C_{-3}, (von 16 Schwingungen) und dessen nächste Obertöne (C_{-2}, C_{-1}) annehmen zu dürfen. Doch sind diese Bestimmungen wegen der zusammengesetzteren Beschaffenheit der Geräusche weit unsicherer als die der Vocale, auch scheinen die vorwaltenden Tonhöhen einigem Wechsel unterworfen zu sein. Ein Reihe von Consonanten kann nach Wolf nur in Verbindung mit einem Vocal tönende Schwingungen hervorbringen. Als solche Mitlauter im wirklichen Sinne (tonborgende Consonanten gegenüber den selbsttönenden) betrachtet Wolf das H, L, M, N und W*).

IV. Die Functionen der Nerven und Nervencentren.

Die in den letzten Capiteln besprochenen animalen Verrichtungen, die Sinnesempfindungen und Muskelbewegungen, sind durchaus gebunden an die Function der Nervencentren, in welchen erst der in den Sinnesorganen verarbeitete Eindruck zur wirklichen Empfindung wird, und von welchen die Antriebe zu den verschiedenen Muskelbewegungen ausgehen. Indem die Nervencentren ausserdem die wichtigsten vegetativen Vorgänge, Herz- und Athembewegungen, Absonderungen, im Gang erhalten, bilden sie den eigentlichen Motor aller Lebensvorgänge. Vermittelt wird die Wechselwirkung der Nervencentren mit den einzelnen Theilen durch die periphe-

*) Brücke, Wiener Sitzungsberichte, 1849. Derselbe, Grundzüge der Physiologie der Sprachlaute, 1856. Wolf, Sprache und Ohr, 1871. Merkel a. a. O. Sievers, Grundzüge der Lautphysiologie, 1876 (mit Rücksicht auf Sprachwissenschaft).

rischen Nerven. Die Verrichtungen der letzteren hängen lediglich von den Eigenschaften ihrer Ursprungs- und Endpunkte ab, da zwischen den verschiedenen Nerven specifische Unterschiede nicht nachzuweisen sind (S. 528). Die Nervencentren zerfällt man aus anatomischen Gründen in zwei Hauptgebiete: in das grosse Cerebrospinalorgan (Hirn- und Rückenmark) und in das System des Sympathicus, welches durch zahlreiche Nerven mit dem Cerebrospinalorgan in Verbindung steht, ausserdem aber niedere Nervencentren (Ganglien) in seinen Strängen und Geflechten enthält. Hierdurch nimmt das sympathische System eine Art Mittelstellung ein zwischen einem peripherischen Nerven und einem Centralorgan. In den Centralorganen begegnen uns als wesentlichste Elementartheile die Nervenzellen, in den Nerven die Nervenfasern. Als die Haupterscheinungen, welche durch die Nervenzellen vermittelt werden, haben wir bereits die von inneren Reizen (namentlich dem Blute) ausgehenden selbständigen oder s. g. automatischen Erregungen und die Uebertragung der durch einen äusseren Reiz gesetzten Erregung von einem Leitungsgebiet auf das andere (Mitempfindung, Mitbewegung, Reflex) kennen gelernt (§. 96 S. 527); dies sind auch die Hauptclassen der centralen Functionen, die aber um so verwickelter sich gestalten, je höher organisirt das Centralorgan ist, in welchem sie stattfinden. Die peripherischen Nerven dagegen sind überall nur Leitungsorgane für die von den Nervenzellen oder Sinnesapparaten ausgehenden Erregungen.

§. 140. Structur der Centralorgane.

Ueber die Structur der peripherischen Nerven und der Ganglien des Sympathicus ist schon in §. 92 das Wesentliche erwähnt worden; hier bleibt uns daher nur noch übrig, die physiologisch bedeutsamen Verhältnisse aus der Structurlehre des Cerebrospinalorgans hervorzuheben. In diesem nehmen die Nervenfasern eine von den peripherischen abweichende Beschaffenheit an, indem sie durchweg der besonderen Hülle, der Primitivscheide, zu entbehren scheinen und daher durch Druck oder Zug leicht zerreissen oder varicös werden. Im übrigen finden sich auch hier breite und schmale, markhaltige und marklose Fasern. Nervenzellen und Nervenfasern sind eingebettet in ein weiches Bindegewebe, in welchem auch die Blutgefässe verlaufen. Die Nervenzellen finden sich stets zu grösseren Gruppen vereinigt, sie bilden so, untermischt mit Nervenfasern, Bindegewebe und Blutgefässen, die graue Substanz der Centralorgane. Diejenigen Theile der letzteren, die bloss Nervenfasern als nervöse Elemente enthalten und auch an Bindegewebe und Blutgefässen ärmer sind, bilden die weisse Substanz. Für die Aufhellung des Zusammenhangs zwischen Structur und Function wäre nun erforderlich, den Verlauf der Nervenfasern, ihre Verknüpfung mit den Nervenzellen und den Zusammenhang der letzteren

unter einander zu kennen. Die Lösung dieser Aufgabe ist aber kaum erst in Angriff genommen.

1) Rückenmark. In der ganzen Länge dieses strangförmigen Organes sind die nervösen Elemente anscheinend mit grosser Gleichmässigkeit angeordnet. Die weisse Substanz besteht vorwiegend aus longitudinal verlaufenden Nervenfasern, welche in die Vorder-, Seiten- und Hinterstränge zusammengefasst sind. Unter ihnen führen die letzteren schmälere, die beiden ersteren durchweg breitere Fasern. Diese Längsfasern sind, namentlich in den Vorder- und Hintersträngen, von quer- und schrägverlaufenden Faserbündeln durchzogen, welche jedenfalls zum grossen Theil unmittelbar aus den Nervenwurzeln stammen und gegen die graue Substanz hin verlaufen. Zusammenhängende Querfaserzüge, die übrigens reichlich mit Bindegewebsbündeln untermengt sind, bilden endlich die vordere oder weisse und die hintere oder graue Quercommissur, von denen die erstere aus breiteren, die letztere aus schmäleren Fasern besteht. Die den Centralcanal des Rückenmarks umgebende graue Substanz unterscheidet sich in den Vorder- und Hinterhörnern wesentlich durch die Zahl und Grösse ihrer Nervenzellen. Diese, die im Allgemeinen die in Fig. 79 (A, B) S. 498 dargestellte Beschaffenheit zeigen, sind in den Vorderhörnern zahlreicher und grösser, in den Hinterhörnern spärlicher und kleiner. In den Vorderhörnern soll der Axenfortsatz der Nervenzellen direct in eine Nervenfaser übergehen, welche in die Bahn der vordern Nervenwurzeln eintritt. Die Protoplasmafortsätze dagegen sollen sich zu stärkeren Fasern sammeln, von denen die median gelegenen durch die vordere Commissur zum Vorderstrang der andern Seite gelangen, um in diesem in die Höhe zu steigen, während die lateral gelegenen in den Vorderstrang derselben Seite eintreten und in diesem nach aufwärts gehen. An der Bildung der Hinterhörner betheiligt sich ein Netz äusserst feiner Fasern, welches theils aus den Fortsätzen der Nervenzellen, theils aus den hintern Wurzeln nach wiederholten Theilungen ihrer Nervenröhren entspringt; aus diesem Netz sammeln sich stärkere Nervenfasern, welche in verschiedener Höhe, zum Theil erst nachdem sie eine Strecke weit abwärts verlaufen sind, in die Hinterstränge eintreten; dabei scheinen viele durch die hintere Commissur in die Stränge der entgegengesetzten Seite zu gelangen. Unmittelbare Anastomosen einzelner Nervenzellen mittelst ihrer Fortsätze sind nur in verhältnissmässig seltenen Fällen gesehen worden; ebenso konnte eine directe Verbindung der vordern Wurzeln mit den Hinterhörnern oder der hintern Wurzeln mit den Vorderhörnern der grauen Substanz nicht nachgewiesen werden. In den Seitensträngen laufen, wie man vermuthet, Fasern, die grossentheils aus den Vorderhörnern, zum Theil aber auch aus den Hinterhörnern hervorkommen. Im Ganzen lassen sich hiernach bezüglich der Structur des Rückenmarks folgende Sätze als wahrscheinlich betrachten: 1) sowohl die vordern wie die hintern Wurzeln treten zunächst in die graue Substanz ein und stehen nur durch diese mit den Vorder- oder Hintersträngen

(bez. Seitensträngen) in Verbindung; 2) die vordern Wurzeln sind zum Theil mit den Vordersträngen derselben, zum Theil mit den Vordersträngen der entgegengesetzten Seite verknüpft; der Verlauf der hintern Wurzeln ist unvollständiger erforscht, aber auch hier machen die mikroskopischen Durchschnittsbilder eine theilweise Kreuzung wahrscheinlich; 3) die vordern Wurzeln scheinen direct nur mit den Vorderhörnern, die hintern direct nur mit den Hinterhörnern der grauen Substanz in Verbindung zu treten; 4) dagegen finden innerhalb der grauen Substanz selbst wahrscheinlich Verknüpfungen der Nervenzellen nach verschiedenen Richtungen statt, ohne dass jedoch solche anatomisch mit Sicherheit nachgewiesen wären.

Wir haben im Obigen dasjenige Bild des Faserverlaufs im Rückenmark aufgestellt, welches sich aus den Ansichten der Mehrzahl der Beobachter ergeben dürfte. Dabei herrschen freilich im Einzelnen noch grosse Differenzen. So sollen nach Schröder v. d. Kolk nur die vorderen Wurzelfasern sämmtlich in Nervenzellen endigen, von den hintern nur ein Theil (Reflexfasern), während der andere (Empfindungsfasern) direct zum Gehirn emporsteige. Nach Kölliker soll ein Theil der hintern Wurzelbündel bis in die Vorderhörner zu verfolgen sein (wahrscheinliche Reflexfasern). Gerlach betrachtet die vordere Commissur als Kreuzung der Vorderstränge (der dann in der med. oblongata die Pyramidenkreuzung als solche der Seitenstränge nachfolge); in der hintern Commissur nimmt er, freilich mehr auf die Experimente Brown-Séquard's als auf anatomische Beobachtungen gestützt, eine totale Kreuzung der Hinterstränge an*).

2) Verlängertes Mark. Das verlängerte Mark ist wesentlich ein Verknüpfungsorgan für die Faserstränge, die einerseits vom Rückenmark, anderseits vom Gehirn herkommen, und von denen ein grosser Theil in den grauen Massen des verlängerten Marks eine Durchgangsstation hat, in der zugleich eine Massenvermehrung namentlich der centripetal leitenden Fasern stattfindet. Die ganze Veränderung des verlängerten Marks gegenüber dem Rückenmark lässt sich im Wesentlichen auf dieses Verhältniss zurückführen. Durch die neu auftretenden Fasersysteme werden nämlich die Rückenmarksstränge aus ihrer Lage verdrängt: an Stelle der Vorderstränge erscheinen die Pyramiden, die an ihrem untern Ende mit dem grössten Theil ihrer Fasern sich kreuzen, nach aussen von ihnen treten die eine starke Anhäufung grauer Substanz (nucleus dentatus) enthaltenden Oliven hervor, die hinteren Hauptstränge des verlängerten Marks aber werden durch die strangförmigen Körper (corpora restiformia) gebildet, welche sich im Aufwärtssteigen von einander entfernen und so hauptsächlich die Breitezunahme der medulla oblongata von unten nach oben veranlassen. Anhäufungen grauer Substanz, die schon in den Seitensträngen des Rückenmarks beginnen und sich dann in die Corpora restiformia fort-

*) Kölliker, Gewebelehre 5. Aufl. Gerlach in Stricker's Handbuch, II Vergl. a. meine Grundzüge der physiol. Psychologie Cap. 4.

setzen (formatio reticularis und ganglia postpyramidalia) bewirken eine allmälige Volumzunahme dieser Stränge von unten nach oben. Zwischen den strangförmigen Körpern tritt der Centralcanal des Rückenmarks als Rautengrube zu Tage. Auf dem Boden derselben liegen, von grauer Substanz bedeckt, die runden Stränge (eminentiae teretes). Ausser den Längsfasern, welche die angegebenen Hauptstränge führen, bemerkt man endlich theils über die Oberfläche sich verbreitend, theils in die vordere Mittelspalte eintretend ein System horizontaler Fasern, die Gürtelschichte Arnold's (stratum zonale, fibrae transversae und arciformes). Ueber die Art des Zusammenhangs aller dieser Faserzüge und grauen Anhäufungen unter sich und mit den Rückenmarkssträngen herrscht noch grosse Unsicherheit. Die Hinterstränge des Rückenmarks scheinen sich ihrem grössten Theile nach in die corpora restiformia fortzusetzen. Die Seitenstränge sondern sich in drei Bündel, deren grösstes nach vorn tritt und mit Vorderstrangtheilen zusammen die Kreuzungsfasern der Pyramiden bildet, ein anderes gelangt zu den strangförmigen Körpern, das dritte bildet die auf dem Boden der Rautengrube liegenden runden Stränge. Die von den vortretenden Pyramiden scheinbar zur Seite gedrängten Vorderstränge gehen zum Theil selbst in die Bildung der Pyramiden, namentlich der äusseren Abtheilung derselben ein, theils umfassen sie als Olivenstränge den Olivenkern, ein kleiner Theil soll sich ebenfalls mit den strangförmigen Körpern vereinigen. Nach oben hin scheinen die letzteren unmittelbar in die Kleinhirnstiele überzugehen, während sich die Pyramiden in den Fuss, die Olivenstränge in die Schleife des Hirnstiels fortsetzen. Darnach wäre also der Fuss als die Fortsetzung der Seiten- und eines Theils der Vorderstränge, die Schleife als die Fortsetzung des Restes der Vorderstränge zu betrachten, während die Hinterstränge theils in das Kleinhirn eintreten, theils in die Haube sich fortsetzen: an dem letzteren Theil des Hirnstiels betheiligen sich ausserdem Fasern der Vorder- und Seitenstränge, welche in den runden Strängen nach oben treten sowie die theilweise sich kreuzenden Fortsätze des Kleinhirns zum grossen. Die Fortsetzungen der Rückenmarksstränge durch die med. oblongata sind endlich in der letzteren noch durchflochten von den Fasern der zahlreichen hier austretenden Nervenwurzeln: diese lassen sich zu Anhäufungen grauer Substanz, den s. g. Nervenkernen, verfolgen, welche nach Stilling auf dem Boden der Rautengrube gelegen sind. Die Kerne des 5ten, 7ten und 8ten Hirnnerven nehmen das vordere Dreieck (vor den Hörchorden), die Kerne des 9ten, 10ten, 11ten und 12ten Hirnnerven das hintere Dreieck dieser Grube ein. Nur der Quintus bezieht durch sein unterstes Wurzelbündel noch Fasern aus einem unter der Rautengrube gelegenen Kerne.

Inwieweit die eben geschilderten makroskopischen Zusammenhänge dem wirklichen Verlauf der Faserstränge in der med. oblongata entsprechen, lässt sich nur mittelst der schichtenweisen mikroskopischen Zergliederung dieses Organs entscheiden. Die letztere hat aber bis jetzt noch kein hinreichend sicher

begründetes Structurbild aufzustellen vermocht. Ein vielversprechendes Princip ist von Flechsig zur Ermittelung der Leitungsbahnen der Oblongata eingeführt worden, indem derselbe darauf hinwies, dass die einzelnen Fasersysteme in ihrem Zusammenhange vom Rückenmark an bis in das Gehirn successiv und systemweise auftreten, und dass die Reihenfolge ihres Auftretens auf Grund der Markscheidenbildung sich feststellen lässt, welche letztere der ersten Anlage eines Systems immer in einer bestimmten Zeit und ebenfalls annähernd simultan für ein zusammengehöriges System nachfolgt. Nach Deiters sollen die Vorderstränge nicht zur Seite gedrängt werden, sondern unter den Pyramiden weiter ziehen, um im Bereich der Brücke in graue Kerne einzutreten, von denen dann neue dünnere Fasern in grösserer Zahl ausgehen, welche sich theilweise kreuzend zum Grosshirn emporsteigen. Die Fasern der Seitenstränge endigen nach D. in den Zellen der formatio reticularis und des weiter oben gelegenen s. g. Deiters'schen Kernes: von diesen nehmen dann neue Fasern ihren Ursprung, welche zunächst in die zonalen Fasern übergehen, die letzteren aber treten in die Oliven ein: aus den grauen Kernen der Oliven kommen dann neue Fasern hervor, die grossentheils zum Kleinhirn, theilweise aber auch zum Grosshirn weiter gehen. Eine ähnliche Bedeutung sollen die als Nebenoliven und obere Oliven bezeichneten grauen Kerne besitzen. Auch die Hinterstränge endigen nach D. in den in ihrem Innern befindlichen grauen Kernen (ganglia postpyramidalia) und in der hintern Abtheilung der formatio reticularis: aus diesen grauen Massen treten dann neue Fasern hervor, welche theils direct in die Kreuzungsfasern der Pyramiden sich fortsetzen, theils an dem zonalen Fasersystem sich betheiligen, indem sie in die Oliven der entgegengesetzten und derselben Seite eintreten. Keines der aus der medulla oblongata weiter aufwärts steigenden Faserbündel stammt somit nach Deiters' Auffassung aus dem Rückenmark, sondern die Rückenmarksstränge endigen sämmtlich in den grauen Massen des verlängerten Marks, aus denen dann neue Faserstränge hervorgehen. In den wesentlichsten Punkten stimmen Kölliker und Meynert mit den Angaben von Deiters überein; nur in Bezug auf die Pyramiden weicht Meynert ab, insofern er die Pyramiden als directe, nicht durch graue Substanz unterbrochene Fortsetzungen eines Theils der Seiten- und Hinterstränge betrachtet. Dieser Ansicht schliesst sich auch Flechsig an, dessen Befunde im Ganzen mit den schon aus der makroskopischen Zergliederung gewonnenen Anschauungen übereinstimmen.

3) Das kleine Gehirn erscheint nach seinen anatomischen Verhältnissen als eine in den allgemeinen Faserzug vom Rückenmark zum Grosshirn eingeschaltete Nebenleitung, indem bestimmte Faserbündel aus der medulla oblongata zum Kleinhirn abgezweigt werden, um in dessen grauen Massen zu endigen, worauf aus den letzteren neue Faserzüge zum Grosshirn emporsteigen. Jene dem Kleinhirn zugeführten Faserzüge sind die Kleinhirnstiele, welche unmittelbar aus den strangförmigen Körpern hervorzugehen scheinen. Die aus dem Kleinhirn austretenden Faserzüge sammeln sich theils in den unter den Vierhügeln dahinlaufenden Markfortsätzen zum Grosshirn, theils in den Brückenarmen. Die weisse Substanz des Kleinhirns wird hauptsächlich durch diese zu- und

abtretenden Fasersysteme gebildet, ausserdem verbinden besondere Faserzüge die einzelnen Windungen des Kleinhirns mit einander, indem sie theils von Windung zu Windung ziehen, theils zwischen entfernteren Provinzen der Oberfläche ausgespannt sind (die Medianbündel Stilling's), theils endlich durch den zwischen den Hemisphären gelegenen mittleren Theil des Kleinhirns, den Wurm, commissurenartig von der einen zur andern Hälfte hinüberziehen. Die graue Substanz bildet zunächst Anhäufungen im Innern der Kleinhirnhemisphären und im obern Theil des Wurms, die gezahnten Kerne und den Dachkern Stilling's. In diesen grauen Massen scheint hauptsächlich jene Fatervermehrung nach der Oberfläche des Kleinhirns zu stattzufinden, welche die blätterartige Aufrollung der letzteren in dem s. g. Lebensbaum veranlasst. Sodann ist die ganze Oberfläche des kleinen Gehirns von einer Lage grauer Substanz überdeckt, welche hier drei Schichten, eine äussere hellgraue, eine dunklere in der Mitte und eine grauröthliche nach innen erkennen lässt. Als eine Verbindungsmasse zwischen den beiden Kleinhirnhemisphären tritt äusserlich die Brücke (Pons Varoli) auf; doch scheint es, dass die beiderseits in sie eintretenden Brückenarme grossentheils in den Anhäufungen grauer Substanz, die sich in ihr befinden, endigen, worauf dann aus diesen longitudinale Faserzüge zum Grosshirn emporsteigen; ebenso gehen die aus dem verlängerten Mark zum Grosshirn emporsteigenden Fasern in die Zusammensetzung der Brücke ein, die daher aus mehrfachen queren und longitudinalen, sowie schleifenartig umgebogenen Faserzügen zusammengesetzt erscheint.

Nach Deiters und Meynert gehen die Kleinhirnstiele nicht unmittelbar aus den strangförmigen Körpern hervor, sondern aus den Fasern der Gürtelschichte, durch welche sie mit den Oliven und dann durch diese erst mit den Seitensträngen in Verbindung stehen. Unter den Schichten der Kleinhirnrinde besteht die äussere hellgraue nach Meynert aus einer bindegewebigen Grundlage, in der kleine Nervenzellen eingestreut vorkommen. Die mittlere Schichte besteht aus grossen Nervenzellen, den s. g. Purkinje'schen Zellen, welche gegen die äussere Schichte hin sich verjüngen und meist in mehrere sich spaltende Protoplasmafortsätze übergehen, nach innen aber breit und abgerundet enden und hier eine einzige Nervenfaser entsenden, welche nach Deiters unverzweigt bleibt, nach Stilling ebenfalls sich verästeln soll. Die innere Schichte besteht fast ganz aus runden kernartigen Gebilden, die den Elementen aus der Körnerschichte der Retina gleichen. Meynert macht darauf aufmerksam, dass der äussere Pol der Purkinje'schen Zellen einer motorischen, der innere einer sensibeln Zelle des Rückenmarks ähnlich sieht, eine Thatsache, die möglicher Weise andeutet, dass in diesen Gebilden eine Verknüpfung der in das Kleinhirn eingetretenen sensibeln und motorischen Nervenfasern stattfindet. Nach Schröder van der Kolk und Meynert stammt ein Theil der in das Kleinhirn eintretenden sensibeln Fasern aus dem Acusticuskern, andere kommen nach Stilling direct aus der oberen Quintuswurzel.

4) Das grosse Gehirn nimmt die von unten theils direct aus der medulla oblongata theils aus dem Kleinhirn hervorkommenden Faserstränge auf, welche zusammen den Hirnschenkel ausmachen. Auf dem nach oben divergirend ausstrahlenden Hirnschenkel ruhen die Hirnhügel (Vier-, Seh- und Streifenhügel), in deren grauen Massen ein grosser Theil der Hirnschenkelfasern endet. Aus den Hirnhügeln nehmen dann neue Fasern ihren Ursprung, welche abermals divergirend gegen die Hirnrinde verlaufen, um in dem grauen Beleg der letzteren zu endigen. Dieses die Hirnhügel mit der Hirnrinde verbindende Fasersystem ist der Stabkranz, ein Theil der Fasern des letzteren scheint ausserdem direct aus der medulla oblongata zu stammen, ohne die Zwischenstation der grauen Massen in den Hirnhügeln zu berühren. Das Fasersystem des Hirnschenkels zerfällt deutlich in drei über- und nebeneinander geschichtete Lagen, die den drei Hügelpaaren, in denen sie endigen, entsprechen: a) in eine untere Lage, den Fuss, dessen Fasern vorzugsweise aus den Pyramiden stammen, und der im vordern Hügelpaar, dem Streifenhügel (nucleus caudatus und lenticularis) endet; der Fuss ist es, welcher ausserdem directe Fasern der Oblongata mit der Grosshirnrinde verbindet; b) in eine mittlere Lage, die Haube, in welche alle Fortsetzungen der Rückenmarksstränge mit Ausnahme der Pyramiden und der Olivenstränge eingehen, und welche ausserdem die Bindearme des Kleinhirns, letztere nach ihrer vorherigen Kreuzung, aufnimmt, ihre Fasern endigen im mittleren Hügelpaar, den Sehhügeln, und zwar so, dass die mittleren Haubenbündel gekreuzt, die lateralen auf derselben Seite in den Sehhügel eintreten (Meynert); c) in eine obere Lage, die Schleife, welche aus den Olivenbündeln hervorgeht und dem hinteren Hügelpaar, den Vierhügeln, entspricht; auch in die Vierhügel gehen die Hirnschenkelfasern zu einem grossen Theil gekreuzt über. Haube und Schleife sind in ihrer Masse von der Grösse der Hemisphären unabhängig, während der Fuss mit der Massenentwicklung der letzteren annähernd gleichen Schritt hält (Meynert). Die nach der Hirnrinde ausstrahlenden Fasern des Stabkranzes werden von andern Fasersystemen durchflochten, welche verschiedene Provinzen der Hirnrinde mit einander verbinden. Als solche verbindende Fasersysteme treten im Grosshirn auf: a) der Balken (corpus callosum) mit seinen Ausstrahlungen, nebst der vorderen Commissur: beide dazu bestimmt, Rindenbezirke beider Grosshirnhemisphären mit einander in Verbindung zu setzen; b) das Bogensystem (Arnold), zu ihm rechnet man 1) den in der Bogenwindung (gyrus fornicatus) über dem Balken beiderseits der Länge nach verlaufenden Faserzug, 2) das Gewölbe (fornix), einen unter dem Balken liegenden ebenfalls paarigen Faserzug, welcher insofern eine eigenthümliche Stellung einnimmt, als er nicht Rinde mit Rinde, sondern graue Hirnhügelsubstanz (im vordern Theil des Sehhügels) mit Rinde (mit den in die hintere und untere Ausbuchtung der seitlichen Hirnkammern vorspringenden Windungen der Vogelklaue und des Ammonshorns) verbindet; endlich 3) die bogenförmigen Faserzüge

(fibrae arcuatae), die theils von Windung zu Windung ziehend benachbarte Theile, theils als grössere Bündel (fascic. longitudinalis, uncinatus) entferntere Provinzen der Hirnrinde mit einander verknüpfen. Die hier aufgeführten Faserzüge werden endlich ausserdem noch durchflochten von den Fasern der aus dem Gehirn hervortretenden Nerven. Von ihnen entspringen die Bewegungsnerven des Auges (Oculomotorius und Trochlearis) aus einer grauen Masse, die rings um den Canal, welcher die Rautengrube mit der mittleren Hirnkammer verbindet, den aquaeductus Sylvii, angehäuft liegt, und die demnach morphologisch den grauen Anhäufungen um den Centralkanal des Rückenmarks und am Boden der Rautengrube entspricht. Eine durchaus eigenartige Ursprungsform dagegen zeigen die beiden vordersten Sinnesnerven, der Geruchs- und der Sehnerv. Der peripherische Theil der Riechnerven beginnt erst mit den aus dem Riechkolben hervorgehenden Nervenfäden; der Riechkolben selbst enthält graue Substanz und gehört mit zur Hirnrinde, die von ihm aus central verlaufenden Fasern breiten sich theils in benachbarten Theilen der Hirnrinde (innere und äussere Riechwindung) aus, theils sind sie in den geschweiften Kern und nach Meynert auch in die vordere Commissur, in der eine Kreuzung der centralen Riechnervenfasern stattfinden soll, zu verfolgen. Die Sehnerven lassen sich, nachdem in dem Chiasma eine theilweise Kreuzung ihrer Fasern stattgefunden hat, mit ihren Wurzelfasern in die grauen Massen der Sehhügel, Vierhügel, zu den Kniehöckern und zu einem an der Seite des tuber cinereum gelegenen Ganglion (basales Opticusganglion Meynert) verfolgen. — Die graue Substanz des Grosshirns kommt, wie aus dem Gesagten hervorgeht, in drei Formationen vor: 1) als Auskleidung des Centralcanals (Höhlengrau Meynert), als solche entsendet sie die Wurzeln der motorischen Augennerven; 2) als Anhäufung in den Hirnganglien (Gangliengrau M.); zu dieser Formation können ausser den grauen Kernen in den Vier-, Seh- und Streifenhügeln vielleicht auch noch andere in den Verlauf der Hirnschenkelfasern eingestreute graue Massen, wie der rothe Kern der Haube und die zwischen Fuss und Haube angehäufte substantia nigra Sömmering's, gerechnet werden; alle diese Ganglien bilden Knotenpunkte, welche einerseits Hirnschenkelfasern aufnehmen und anderseits Stabkranzfasern abgeben; 3) als Bekleidung der Hirnoberfläche (Rindengrau M.): diese Formation grauer Substanz nimmt die Stabkranzfasern auf, ausserdem bildet sie aber auch die Ausgangs- und Endpunkte für die Fasern des Balkensystems und für die bogenförmigen Faserzüge.

Für die Organisation der gesammten Gehirnmasse vom verlängerten Mark an ergibt sich nach der obigen Darstellung im Wesentlichen folgendes Schema: Das verlängerte Mark entspricht noch zum Theil dem Rückenmark, wie dieses enthält es eine centrale Anhäufung grauer Substanz, welche die unmittelbaren Ursprungspunkte für ein- und abtretende Nerven enthält. Ausserdem ist es aber nicht bloss wie die unter ihm liegenden Rückenmarkstheile unmittelbares Durchgangsorgan für die centripetalen und

centrifugalen Nervenstränge, sondern es wird in ihm ein grosser Theil der Rückenmarksfaserstränge durch Massen von Nervenzellen unterbrochen, von welchen aus die nach dem Gehirn ausstrahlenden Fasern in neue Systeme geordnet theils direct zum grossen Gehirn übertreten, theils den Umweg über das kleine Gehirn nehmen, welches ähnliche Knotenpunkte verknüpfender Zellen für ein- und austretende Fasern enthält. Aehnliche Verbindungsorgane für die von unten ein- und nach oben austretenden Fasern bilden die Hirnhügel. Alle theils aus den grauen Ganglienmassen der letzteren, theils direct aus den Rückenmarkssträngen herzutretenden Fasern strahlen schliesslich in der Grosshirnrinde aus, deren einzelne Provinzen aber wieder in der vielseitigsten Weise durch die queren Faserzüge des Balkens, durch longitudinale Faserbündel und durch die bogenförmigen Fasern verknüpft sind.

Wir haben uns hier auf die im Allgemeinen über die Leitungswege durch die verschiedenen Centralgebiete mit einiger Sicherheit festgestellten Thatsachen beschränkt, hinsichtlich der äusseren Bauverhältnisse des Rückenmarks und Gehirns müssen wir auf die anatomischen Hülfsmittel verweisen. Gerade in Bezug auf die Leitungswege ist aber, wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, unsere Kenntniss namentlich bei den höheren Centralorganen noch eine äusserst mangelhafte. Ueber den allgemeinen Bauplan, wie wir ihn hier im Umrisse gezeichnet haben, dürfte zwar kaum mehr eine wesentliche Unsicherheit herrschen, um so grösser ist diese, sobald wir dem näheren Verlauf der einzelnen Faserzüge nachgehen. Hinsichtlich mancher der in letzterer Beziehung hier vorliegenden Angaben müssen wir daher auf die unten citirten Arbeiten verweisen. Auf diejenigen Schlüsse, die aus gewissen physiologischen Thatsachen auf die centralen Ursprungs- und Verbindungsorte der einzelnen Nerven gezogen werden können, werden wir in den untenstehenden §§. zu sprechen kommen *).

§. 141. Functionen des Rückenmarks.

Das Rückenmark leitet an der Peripherie des Körpers stattfindende Empfindungseindrücke nach dem Gehirn und im Gehirn stattfindende Impulse des Willens zu den willkürlichen Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten; es überträgt ferner innerhalb seiner Substanz die Erregungen auf andere Fasern und bewirkt so Mitempfindungen, Mitbewegungen und Reflexbewegungen; in beschränkterem Maasse endlich vermag dieses Centralorgan anscheinend selbständige Bewegungen hervorzurufen. Wir haben hiernach das Rückenmark zu betrachten 1) als Leitungsorgan, 2) als Uebertragungsorgan und 3) als selbständiges Centralorgan.

1) Leitung im Rückenmark. Die sensibeln und motorischen Fasern der gemischten Rückenmarksnerven trennen sich da wo diese Nerven unmittelbar nach ihrem Eintritt in den Wirbelcanal in eine hintere und

*) Deiters, Unters. über Gehirn und Rückenmark, 1865. Henle, Nervenlehre, 1871. Meynert, in Stricker's Gewebelehre, II, 1872. Wundt, physiol. Psychologie, 1874. Flechsig, die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, 1876.

vordere Wurzel sich spalten: in der hintern Wurzel treten ausschliesslich die sensibeln, in der vordern die motorischen Fasern in das Rückenmark ein. Reizung der hintern Wurzeln bewirkt daher Empfindung in den von ihnen versorgten Hauttheilen, Reizung der vordern Wurzeln, Bewegungen der zugehörigen Muskeln; Durchschneidung der hintern Wurzeln hebt die Sensibilität, Durchschneidung der vordern Wurzeln die Motilität in den betreffenden Theilen auf. Dieses Gesetz wird nach seinem Entdecker als das Bell'sche Gesetz bezeichnet.

a) Leitung der Empfindungseindrücke. Die weitere Leitung der Empfindungseindrücke scheint so von statten zu gehen, dass die hinteren Wurzelfasern nach ihrem Eintritt in die Hinterstränge alsbald in die graue Substanz übergehen, und dass dann aus dieser centripetal verlaufende Fasern hervorkommen, welche in den Hintersträngen und zum Theil in den Seitensträngen nach oben verlaufen. Diese Art der Leitung wird dadurch erwiesen, dass Durchschneidung der Hinter- und der Seitenstränge die Empfindung der unterhalb gelegenen Theile nicht aufhebt, und dass die Empfindung überhaupt so lange erhalten bleibt, als eine Leitungsbrücke grauer Substanz gegeben ist, während sie verloren geht, wenn das ganze Mark mit Ausnahme der Vorderstränge durchschnitten wird. Blosse Durchschneidung der Hinterstränge sowohl wie der Seitenstränge erzeugt sogar eine Hyperästhesie, welche, wenn die Durchschneidung nur auf einer Seite stattfand, bald auf der gleichen bald auf der entgegengesetzten Seite eintritt. Die Leitung in den Hintersträngen und in der grauen Substanz unterscheidet sich dadurch, dass jene dem Gesetz der isolirten Leitung folgt, während diese nach allen Richtungen und durch jeden Theil der grauen Masse stattfindet; dagegen stimmen beide Substanzen darin überein, dass sie bei directer Reizung nicht oder jedenfalls weit weniger als die peripherischen Nerven empfindlich sind: Schiff bezeichnete sie desshalb zur Unterscheidung von der sensibeln Substanz der peripherischen Nervenfasern als ästhesodische Substanzen; nur die unmittelbaren Fortsetzungen der Nervenwurzeln vor ihrem Eintritt in die graue Substanz sind entschieden sensibel. Die aus der grauen Substanz hervorkommenden ästhesodischen Fasern scheinen der Mehrzahl nach auf derselben Seite nach oben zu ziehen, auf welcher die ihnen entsprechenden Fasern in das Mark eingetreten sind. Doch sind, wie es scheint, die Kreuzungsverhältnisse der sensibeln Fasern sowohl in den verschiedenen Höhen des Rückenmarks wie bei verschiedenen Thieren abweichende. Ist das Rückenmark intact, so geschieht die Leitung vorzugsweise nur in der Bahn der weissen Hinter- und Seitenstränge; sobald dagegen die letztere unterbrochen ist, scheint die Erregung mehr als gewöhnlich Nebenleitungen in Anspruch zu nehmen; immerhin sind aber dann stärkere Reize zur Erzeugung von Empfindungen erforderlich, als wenn die Hinterstränge erhalten sind. Jene Beschränkung auf eine Normalbahn lässt sich übrigens im Allgemeinen wohl schon aus dem Vermögen der Localisation der Empfin-

dungseindrücke folgern; auch ist die abnorme Leitung mit Störungen der Localisation verknüpft.

b) Leitung der Bewegungsimpulse. Die Fasern der motorischen Wurzeln treten, wie Durchschneidungsversuche wahrscheinlich machen, nach Durchsetzung der Vorderstränge in die graue Substanz ein, und aus dieser kommen Fasern hervor, welche sodann innerhalb der Vorder- und Seitenstränge in longitudinaler Richtung nach dem Gehirn ziehen. Auch die Bewegungsimpulse leitet die graue Substanz nach jeder Richtung, ist dabei aber selbst, ebenso die aus ihr hervorgehenden Longitudinalfasern der Vorderstränge, durch directe Reize nur schwer erregbar: beide Substanzen sind kinesodisch, nicht oder nur unter besonderen Bedingungen motorisch (Schiff). Auch eine der Hyperästhesie analoge Neigung zu Convulsionen (Hyperkinesie) hat Brown-Séquard nach der Durchschneidung der Vorderstränge beobachtet. Die Leitung der Bewegungsimpulse geschieht grossentheils auf derselben Seite, auf welcher die motorischen Wurzeln eintreten; doch sollen nach Brown-Séquard im Halsmark, nach Vulpian auch im Rücken- und Lendenmark einzelne Leitungsbahnen auf die entgegengesetzte Seite treten. In denselben Bahnen, welche die Erregungen aus den höheren Centralorganen zu den animalischen Muskeln führen, werden wahrscheinlich auch die sogenannten tonischen Erregungen der Sphincteren sowie der Arterien geleitet.

Die Physiologie der Leitungswege im Rückenmark beginnt mit dem von Carl Bell aufgestellten Satz, dass die sensibeln Fasern durch die hinteren, die motorischen durch die vorderen Wurzeln in das Mark eintreten, ein Satz, welcher durch die Versuche von Magendie, J. Müller und Panizza bestätigt wurde. Später fand Magendie, dass in geringem Grad auch die vordern Wurzeln auf Reize empfindlich sind, was er durch die Annahme rückläufiger Fasern erklärte, welche, nachdem sie in den hintern Wurzeln ausgetreten, sich zu den vordern begeben sollen (sensibilité recurrente). Diesem Verhalten entspricht nach Schiff die Thatsache, dass nach Durchschneidung der hintern Wurzeln auch einzelne Fasern der vordern degeneriren. Nachdem festgestellt war, dass die sensibeln und motorischen Fasern getrennt in das Mark eintreten, lag die Vermuthung nahe, dass sie in diesem auf ähnliche Weise getrennt verlaufen, und dass demnach die Hinterstränge die sensibeln, die Vorderstränge die motorischen Fasern enthalten. In der That erklärte Longet, dass Reizung der Vorderstränge Bewegung, Reizung der Hinterstränge Empfindung bewirke. Als aber später van Deen, Stilling, Eigenbrodt u. A. den Reizungs-, Durchschneidungsversuche der einzelnen Theile des Rückenmarks substituirten, fingen an sich Zweifel an Longet's Resultaten zu regen. Zunächst schien aus diesen Versuchen hervorzugehen, dass schon im Rückenmark eine Kreuzung der sensibeln Fasern stattfinde; sehr bestimmt wurde dieselbe namentlich von Brown-Séquard behauptet, welcher nach Durchschneidung einer Markhälfte regelmässig Hyperästhesie auf der Seite der Durchschneidung und geminderte Sensibilität auf der entgegengesetzten Seite fand. Dieser Versuch wurde jedoch hinsichtlich der Anästhesie auf der entgegengesetzten Seite von Chau-

veau, v. Bezold und Schiff bestritten. Die Entdeckung Schiff's, dass die graue Substanz nach allen Richtungen leite, van Deen's Beobachtung, dass die Vorder- und Hinterstränge auf directe Reize nicht erregt werden, endlich die von Brown-Séquard gefundene Hyperästhesie und Hyperkinesie nach Durchschneidung der vordern und beziehungsweise der hintern Rückenmarksstränge, haben die früheren Vorstellungen über die Leitung im Mark wesentlich modificirt. Unter diesen Thatsachen wurde namentlich die Unerregbarkeit der weissen Rückenmarksstränge angefochten. So behauptet Vulpian, durch starke mechanische Eingriffe seien sowohl die Vorder- wie die Hinterstränge reizbar. Engelken sah auf elektrische Reizung derselben Zuckungen eintreten, und Dittmar beobachtete, dass Reizung der Hinterstränge Steigerung des Blutdrucks hervorrief. Dagegen hob Chauveau hervor, dass die Zuckungen in diesen Fällen durchaus den Character der Reflexbewegungen an sich tragen; und S. Mayer machte geltend, dass bei der elektrischen Reizung leicht durch Stromesschleifen auf die sensibeln Nervenwurzeln reflectorische Zuckungen entstehen könnten. In der That dürfte nun der van Deen'sche Satz insofern unbestreitbar sein, dass die graue Substanz und die von ihr centripetal aufsteigenden weissen Stränge diejenige Art der Erregbarkeit, welche den Nervenwurzeln und ihren unmittelbaren Fortsetzungen ins Mark zukommt, nicht besitzen. Anderseits scheint aber doch der Reizung jener centralen Gebilde eine gewisse Form excitomotorischer Wirkung zuzukommen. Zerstört man das Mark mechanisch fern vom Abgang der Nervenwurzeln, so treten regelmässig Zuckungen ein, diese sind aber, wie Nothnagel mit Recht bemerkt hat, von ganz anderer Beschaffenheit als diejenigen, welche man bei Reizung oder Zerstörung der Nervenwurzeln wahrnimmt: dort sieht man meist länger dauernde klonische Krämpfe, hier einen rasch vorübergehenden Tetanus. Hiernach scheint der wesentliche Unterschied der centralen Gebilde von der peripherischen Nervenfaser nicht sowohl darin zu bestehen dass jene absolut unerregbar sind für die gewöhnlichen Reize, als vielmehr darin, dass bei ihnen die Erregung einen wesentlich andern Verlauf nimmt, indem erstens stärkere Reize erforderlich sind, um motorische Wirkungen hervorzubringen, und zweitens diese meist intermittirend erfolgen und sich über eine längere Zeit vertheilen. Ob dabei, wie Cyon vermuthet, bloss die graue oder auch die weisse Substanz erregbar ist, müssen wir dahingestellt lassen. Vgl. über die ganze Frage noch §. 143 Anm. Eine weitere Streitfrage erhob sich in Bezug auf die Qualität der von den Hintersträngen und der grauen Substanz geleiteten Empfindungseindrücke. Schiff hatte beobachtet, dass nach Durchschneidung der grauen Substanz nur noch Berührungs-, aber keine Schmerzempfindungen (Analgesie), nach Durchschneidung der Hinterstränge dagegen nur noch Schmerzempfindungen geleitet wurden: er nahm daher an, die Schmerzeindrücke pflanzten sich durch die graue Substanz, die Tasteindrücke durch die Hinterstränge fort. Eine noch grössere Zahl differenter Leitungsbahnen hat neuerlich, auf pathologische Symptome gestützt, Brown-Séquard unterschieden; für Tast-, Kitzel-, Schmerz- und Temperatureindrücke existiren nach ihm besondere Bahnen, deren Lage er jedoch unbestimmt lässt. Die hierher bezogenen Beobachtungen dürften sich im wesentlichen auf die Thatsache reduciren, dass unter Umständen schwache Eindrücke eine Bewegungsreaction zur Folge haben, während starke anscheinend unwirksam sind. Ein solcher Zustand kommt öfter auch bei sehr erschöpften, sowie bei narkotisirten Thieren vor, geht

jedoch, wie Sanders bemerkt, leicht in den entgegengesetzten über; ob er auf eine getrennte Function besonderer Marktheile bezogen werden darf, scheint darnach zweifelhaft. Die Beobachtung aber, dass Durchschneidung der Hinterstränge Umempfindlichkeit für schwache Eindrücke bedingt, erklärt sich offenbar einfacher daraus, dass hierbei die Erregung zunächst aus der grauen Substanz in die Normalbahn der Hinterstränge geleitet wird, und hier an der Durchschnittsstelle untergeht. Für eine solche Unterscheidung von Haupt- und Nebenbahnen sprechen insbesondere auch folgende Beobachtungen. Als Sanders beim Kaninchen den linken Hinterstrang in der Höhe des 3. Rückenwirbels durchschnitten hatte, war das linke Hinterbein vollständig gefühllos, indem wahrscheinlich die Erregungen, nachdem sie in normaler Weise auf der Hauptbahn der Hinterstränge geleitet waren, an der Durchschnittsstelle untergingen. Wurde jetzt am letzten Rückenwirbel die ganze linke Markhälfte durchschnitten, so kehrte die Empfindlichkeit zurück, vermuthlich weil nun die Erregung sogleich beim Eintritt in das Mark die Nebenbahn einschlug.

Noch widersprechendere Ansichten sind über die Function der Seitenstränge zur Geltung gekommen. C. Bell hat dieselben Respirationsstränge genannt, gestützt auf den Ursprung der aus dem verlängerten Mark hervorkommenden Respirationsnerven. Für diese Anschauung traten Schiff und Brown-Séquard wieder ein. Schiff sah nach einseitiger Durchschneidung der Seitenstränge die Thorax- und Zwerchfellbewegungen auf der entsprechenden Seite gelähmt. Brown-Séquard sah im Gegentheil auf der Seite der Durchschneidung die Bewegungen energischer vor sich gehen (analog der Hyperkinesie nach Durchschneidung des Vorderstrangs) und nahm daher auch hier eine gekreuzte Leitung an; nach Schiff soll aber dieser Erfolg nur eintreten, wenn die Durchschneidung nicht vollständig gelungen ist. Auf der andern Seite wurde die Theorie Bell's von Vulpian bekämpft, welcher fand, dass die Durchschneidung des Seitenstrangs die Respirationsnerven nur unvollständig lähmt. Eine Betheiligung sensibler Fasern am Seitenstrang wurde dann durch die Beobachtungen von Ludwig und Miescher erwiesen, nach denen die sensibeln Bahnen der nervi ischiadici in denselben, und zwar in der Mehrzahl der Fälle gekreuzt, verlaufen. Zu ähnlichen Resultaten gelangte endlich Woroschiloff in seinen unter Ludwig's Leitung nach verbesserten Methoden ausgeführten Durchschneidungsversuchen beim Kaninchen. Hiernach sind in dem Seitenstrang überall sensible und motorische Bahnen gemischt. Für den Vorderkörper liegt die Mehrzahl der sensibeln Fasern im ungleichseitigen, für den Hinterkörper im gleichseitigen Seitenstrang. Die motorischen Fasern scheinen jedenfalls zum grössten Theil gleichseitig zu verlaufen. Diejenigen, welche Reflexe vom Vorderkörper aus dem Hinterbein zuleiten, liegen in der vorderen Hälfte, diejenigen, welche coordinirte Erregungen (beim Springen, Sitzen u. dergl.) zuleiten, liegen im mittleren Drittel. Die Hyperästhesie, welche nach Durchschneidung des Hinter- und Seitenstrangs auftritt, und welche bei der Trennung des letzteren nach Woroschiloff eine gekreuzte ist, leiteten Schiff und Brown-Séquard von einer Erregbarkeitsänderung ab, welche von der Durchschnittsstelle ausgehe. Nach W. muss dagegen dieselbe daraus erklärt werden, dass nun die nicht getrennten Fasern eine erhöhte Wirksamkeit im Gehirn gewinnen, dass also ein hemmender Einfluss von Seiten der gegenüberliegenden Fasern in Folge ihrer Trennung hinwegfällt.

Eine weitere Frage, die noch der eingehenderen Erforschung harrt, ist die nach der Lage der Normalbahnen für die verschiedenen Empfindungsprovinzen und Muskelgruppen. Die sensibeln Bahnen für die hintere Extremität halten, wie Türk beim Hunde gefunden hat, das Gesetz ein, dass die Bahnen für den Oberschenkel am meisten nach hinten, die Bahnen für den Fuss nach vorn gelagert sind. Aehnlich verhält sich nach Setschenow und Paschutin das Rückenmark des Frosches*).

2) Uebertragung der Erregungen im Rückenmark. Aus der Thatsache der allseitigen Leitung der Empfindungseindrücke und Bewegungsimpulse innerhalb der grauen Substanz erklären sich unmittelbar die Erscheinungen der Mitempfindung und Mitbewegung im Gebiete der Rückenmarksnerven. Beide Erscheinungen kommen ohne Zweifel dann zu Stande, wenn die Erregung sich so weit in der grauen Substanz verbreitet, dass von ihr aus nicht bloss die Fasern der normalen Leitungsbahn, sondern noch weitere Longitudinalfasern der Vorder- bezw. der Hinterstränge innervirt werden. Aus dieser Entstehungsweise begreift es sich, dass die Ausbreitung der Mitempfindung und namentlich der Mitbewegung mit der Stärke der primären Innervation zunimmt.

Eine fernere wichtige Uebertragung innerhalb des Rückenmarks ist die Uebertragung der Erregung von sensibeln auf motorische Fasern, die Reflexbewegung. Um die Rückenmarksreflexe unabhängig von den Einflüssen, welche die höheren Centralorgane auf sie ausüben, zu untersuchen, benützt man in der Regel decapitirte oder solche Thiere, denen nach Eröffnung der Schädelhöhle Gehirn und verlängertes Mark entfernt sind. Man findet so, dass die Reflexbewegung von den durch directe Reizung des motorischen Nerven hervorgerufenen Zuckungen theils durch ihre unbestimmtere Ausbreitung über verschiedene Muskelgruppen, theils durch ihre Stärke und ihren Verlauf verschieden ist.

a) Die Ausbreitung der Reflexbewegungen ist abhängig von der Reflexerregbarkeit und von der Intensität der Empfindungsreize. Die Reflexerregbarkeit wird bedingt durch Species, Alter, noch unbekannte individuelle Abweichungen der Thiere und endlich durch den Einfluss einer Reihe specifisch wirkender Substanzen, welche dieselbe theils erhöhen, theils herabsetzen können. Die Wirbelthierklassen folgen sich in

---

*) J. Müller, Lehrbuch der Physiolgie, Bd. 1. Longet, anatomie et physiologie du système nerveux t. I. van Deen, traité de decouvertes sur la physiol. etc., 1841. Türk, Wiener Sitzungsber., Bd. 21. Schiff, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 1, Pflüger's Archiv, Bd. 4. Vulpian, leçons sur la physiol. du système nerveux. Brown-Séquard, journal de la physiologie, t. I—IV, arch. de physiol., 1868—70. Chauveau, ebend. Sanders, Geleidingsbanen in het ruggemerg, 1868. S. Mayer, Fick, Huizinga in Pflüger's Arch., Bd. 1 u. f. Dittmar, Miescher, Leipziger Ber., 1871. Woroschiloff, ebend. 1874.

Bezug auf den Grad der Reflexerregbarkeit im Allgemeinen in folgender absteigender Ordnung: Vögel, Amphibien, Reptilien, Säugethiere, Fische. Die Amphibien (z. B. Frösche) zeigen im Winter die grösste, im Sommer die schwächste Reflexerregbarkeit; bei jungen Thieren soll sie bedeutender sein als bei alten. Grosse Veränderungen der Reflexerregbarkeit bewirken gewisse Gifte. Es gibt reflexerhöhende und reflexhemmende Gifte. Die Mehrzahl der Alkaloide scheint in die erste Gruppe zu gehören, deren hauptsächlichster Repräsentant das Strychnin ist. Ausser ihm wirken die Opiumalkaloide, das Atropin, Brucin, Caffeïn u. a. theils schon in kleinen, theils in grösseren Dosen reflexerhöhend. Zu den reflexhemmenden Giften werden gewöhnlich Bromkalium, Calabarbohne, Chinin, Digitalin gerechnet. Mit wachsender Intensität der Reize breiten sich die Reflexzuckungen in folgender Abstufung aus (Pflüger): 1) Bei den schwächsten Reizen findet nur auf der gereizten Körperhälfte Zuckung statt (Gesetz der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe). 2) Bei etwas stärkeren Reizen kommen auch die Muskeln der nicht gereizten Körperhälfte in Zuckungen, diese sind aber anfangs schwächer, sie ergreifen stets nur solche Muskeln, die auch auf der gereizten Seite in Zuckung begriffen sind (Gesetz des ungleich intensiven Auftretens der Reflexe und Gesetz der Reflexsymmetrie). 3) Die beschränkte Reflexzuckung tritt immer zunächst in Muskeln auf, deren Nervenfasern ungefähr in gleichem Niveau mit den gereizten Empfindungsfasern entspringen, bei weiterer Ausbreitung gerathen dann diejenigen Muskeln, die von dem verlängerten Mark aus innervirt werden (die Respirationsmuskeln), und zuletzt sämmtliche Muskeln des Körpers in Zuckungen (Gesetz des dreiörtlichen Auftretens der Reflexe). Die angeführten Gesetze können in ihrem vollständigen Ablauf nur bei einem gewissen mittleren Grad der Reflexerregbarkeit beobachtet werden. Ist die letztere zu gering, so kommt man selbst bei den stärksten Reizen nicht über die erste Stufe hinaus, ist sie zu gross, so wird durch den schwächsten Reiz schon die letzte Stufe erreicht.

b) Stärke und Verlauf der Reflexbewegung. Die Reflexzuckung bedarf bei normaler Beschaffenheit des Rückenmarks stets einer grösseren Reizintensität als die durch directe Reizung des motorischen Nerven bewirkte Zuckung. Ausserdem unterscheidet sie sich durch ihre kürzere Dauer und ihren verspäteten Eintritt. Zugleich ist die Zeit, welche die Leitung durch das Rückenmark (also von der sensibeln bis zur motorischen Nervenwurzel) beansprucht, unabhängig von der Reizstärke; sie schwankt bei normaler Reizbarkeit, wenn der Reflex zwischen sensibeln und motorischen Fasern der nämlichen Seite stattfindet, beim Frosch zwischen 0,008 bis 0,015 Sec.; sie besitzt hiernach mindestens das 10fache der Leitungszeit in den peripherischen Nerven. Bei der Uebertragung der Reizung von der einen auf die andere Hälfte des Rückenmarks oder bei der Leitung in der Längsaxe desselben und den Wurzeln der vordern auf die der hintern Extremitäten nimmt die Verzögerung noch

etwa um 1/3 der ganzen Leitungsdauer zu. Auch die Spinalganglien hemmen die Leitung, dagegen ist die sensible Nervenausbreitung in der Haut reizbarer als der Nervenstamm. Erniedrigung der Temperatur bewirkt Steigerung der Reflexreizbarkeit, aber Verlängerung der Latenzzeit; die nämliche Wirkung haben, nur noch in höherem Maasse, die oben genannten reflexerhöhenden Gifte.

c) Interferenz der Reflexreize und Einfluss der höheren Centralorgane. Wenn mehrere Reflexreize auf verschiedene sensible Nerven einwirken, so entsteht bald eine Summation bald eine Hemmung der Erregungen. Die erstere beobachtet man vorzugsweise dann, wenn die sensibeln Fasern, welche gereizt werden, in der gleichen Höhe und auf derselben Seite in das Rückenmark eintreten, während bei solchen Fasern, die auf verschiedenen Seiten und in verschiedener Höhe entspringen, häufiger eine wechselseitige Hemmung der interferirenden Erregungen entsteht. Ausserdem ist die Stärke der Hemmung an den Zustand normaler Leistungsfähigkeit gebunden. Einwirkung von Kälte, Strychnin und andern reflexerhöhenden Giften vermindert sie und hebt sie schliesslich ganz auf. Einen ähnlichen hemmenden Einfluss auf die Reflexe hat die Reizung sensibler Gehirntheile, wie z. B. der Vierhügel (lobi optici) des Frosches. Auch die Beobachtung, dass nach Entfernung des Gehirns die Reflexe stärker werden, kann vielleicht hierauf zurückgeführt werden, ebenso scheinen die oben (S. 767) aufgeführten reflexhemmenden Gifte, wie Chinin, Digitalin, diese Wirkung ihrem Einfluss auf höhere Centralgebilde zu verdanken, da deren Entfernung die Reflexhemmung beseitigt. Auch bei vielen narkotischen Giften (Morphin, Atropin u. a.) wird die reflexerhöhende Wirkung auf das Rückenmark häufig durch eine Reflexhemmung vom Gehirn aus aufgehoben.

Der verlangsamte Eintritt und die längere Dauer der Reflexzuckungen lassen, im Vergleich mit der Leitung im peripherischen Nerven, auf grössere Widerstände schliessen, welche sich der Uebertragung centraler Erregungen entgegensetzen. Fassen wir, gemäss den in §. 106 entwickelten Anschauungen, auch hier den Vorgang als eine Auslösung von Spannkräften auf, so werden wir annehmen müssen, dass bei den Uebertragungsvorgängen innerhalb der grauen Substanz des Rückenmarks die hemmenden Kräfte sehr beträchtlich sind, und dass daher die durch den peripherischen Reiz vergrösserte Molecularspannung längere Zeit anwachsen muss, bis sie lebendige Kraft auslöst. Hiermit hängt offenbar ein weiterer sehr augenfälliger Unterschied der Reflexerregung von der directen Erregung nahe zusammen. Man beobachtet nämlich, dass das Reflexorgan auf einen vereinzelten, sehr rasch vorübergehenden Reiz, z. B. auf einen einzelnen Inductionsschlag, nicht reagirt, selbst wenn derselbe von bedeutender Stärke ist, dass dasselbe aber sogar viel schwächere Reize beantwortet, wenn dieselben längere Zeit andauern, wie z. B. eine Reihe schnell sich folgender Inductionsschläge oder chemische Reize.

Der verschiedene, bald verstärkende bald hemmende, Einfluss, welchen interferirende Reflexreize auf einander ausüben, kann endlich so gedeutet werden, dass man annimmt, je nach der Art, in welcher eine leitende Faser in einem centralen Elemente endigt, erhöhe ihre Erregung entweder die in demselben vorhandenen Spannkräfte und erhöhe dadurch zugleich dessen Eigenschaft in ihm anlangende Reize latent zu machen (hemmende Interferenz), oder dieselbe befördere die Umsetzung der Spannkräfte in lebendige Kräfte und vergrössere daher eine etwa schon vorhandene Erregung (reizverstärkende Interferenz). Der nämliche Mechanismus würde dann auch begreiflich machen, dass, obgleich die Nervenfasern ohne Zweifel ein doppelsinniges Leitungsvermögen besitzen, doch im Centralorgan die Leitungen im allgemeinen in einer Richtung geschehen (die sensible Leitung centripetal, die motorische centrifugal), und dass die Widerstände, welche sich der Ausbreitung der Reflexe entgegensetzen, offenbar nach verschiedenen Richtungen eine verschiedene Grösse besitzen.

Die Reflexerscheinungen sind schon von Proschaska beschrieben, erst aber durch Marshal Hall und J. Müller experimentell näher verfolgt worden. M. Hall nahm, um dieselben zu erklären, neben den sensibeln besondere »excitomotorische« Nerven an, aber schon J. Müller hat auf das Ueberflüssige dieser Hypothese hingewiesen. Den Grad der Reflexerregbarkeit prüfte Türk beim Frosche, indem er eine Hinterextremität in eine Säurelösung von constanter Concentration eintauchte und die Zeit bestimmte, welche bis zum Herausziehen der Pfote verfliesst. Stirling bediente sich wiederholter Inductionsschläge, welche ebenfalls auf die Haut applicirt wurden. Ich selbst habe ohne Zuhülfenahme solcher Summationswirkungen, durch einzelne eine Nervenwurzel treffende Inductionsschläge beim lebenden Frosch während langer Versuchsreihen Reflexzuckungen erhalten, indem ich eine Hülfsvergiftung mit minimalen Dosen von Strychnin anwandte, welche die Reflexerregbarkeit steigern, ohne im Verlauf der Zuckung merkliche Veränderungen hervorzubringen. Hiernach kann ich auch die Ansicht von Stirling nicht bestätigen, dass es nur möglich sei tetanische Reflexerregungen, nicht aber einfache Reflexzuckungen auszulösen. Da Setschenow nach der Türk'schen Methode nur bei Reizung bestimmter Hirnpartieen (der lobi optici und des obern Theils der Oblongata) verminderte Erregbarkeit beobachtete, so wurde er zur Annahme bestimmter, local begrenzter Hemmungsmechanismen im Gehirn geführt; diese sollen aber nach den Beobachtungen von Setschenow und Paschutin nur bei starken Reizen, nicht bei gewöhnlichen tactilen Erregungen in Wirksamkeit treten. Die Thatsache, dass vereinzelte Reize selbst von beträchtlicher Stärke in der Regel keine Reflexe veranlassen, während diese auftreten, sobald die Reize sich häufen, hat dann später Setschenow veranlasst, auch im Rückenmark ähnliche Hemmungsmechanismen anzunehmen. Dagegen hat schon Goltz hervorgehoben, dass mit den Reizungsversuchen Setschenow's die Decapitationsversuche nicht im Einklang stehen, indem letztere lehren, dass gerade die Wegnahme der Grosshirnlappen, welche nach S. keine Hemmungsmechanismen enthalten sollen, die Reflexerregbarkeit steigert. Ferner haben bereits Herzen und Schiff bemerkt, dass die von irgend einer sensibeln Stelle ausgelösten Reflexzuckungen unterdrückt

werden können, wenn gleichzeitig andere sensible Nervenapparate gereizt werden, eine Thatsache, die sich an allen Empfindungsnerven und nach Goltz besonders deutlich an dem Eintritt oder Ausbleiben der reflectorischen Auslösung der Stimme des Frosches nachweisen lässt: reizt man nämlich beim decapitirten Frosch die Rückenhaut, so quakt das Thier, der unversehrte Frosch quakt in der Regel nicht, entflieht aber dem Reize, ebenso quakt der decapitirte nicht, wenn gleichzeitig andere sensible Nerven gereizt werden. Auf dieselbe Weise lässt sich die reflectorische Hemmung der Herzbewegungen beim Klopfen auf die Bauchwand (S. 342) beseitigen. Nachdem schon früher von mir auf den Einfluss, welchen die Lage der von den interferirenden Reizen getroffenen Nervenfasern, von Freusberg auf den Einfluss, welchen die Stärke der Reize ausübt, hingewiesen worden war, habe ich durch Versuche, die am Frosch mittelst elektrischer Reizung der Nervenwurzeln ausgeführt wurden, dargethan, dass unter verschiedenen Bedingungen entweder verstärkte Erregung oder Hemmung durch die Interferenz der Reflexreize eintreten kann. Die Annahme specifischer Hemmungswirkungen und Hemmungscentren ist hiernach eine sehr unwahrscheinliche. Eine weitere Ausführung der an diese und die andern zeitmessenden Reflexversuche sich anschliessenden theoretischen Betrachtungen findet man in meiner Mechanik der Nerven, II. Abth.

Unter den reflexerhöhenden Giften ist das Strychnin das wirksamste. $^1/_{50}$ Milligr. genügt, wie ich gefunden habe, um noch nach vielen Stunden eine deutliche Erhöhung der Reizbarkeit zurückzulassen. Mehr und mehr haben aber neuere Erfahrungen gezeigt, dass auch viele andere Gifte, namentlich Alkaloide, denen man sonst geneigt war eine deprimirende Wirkung zuzuschreiben, während eines gewissen Stadiums die Reflexreizbarkeit vergrössern: so das Curare, Atropin, Brucin, Nicotin, Chinin (Chapéron), Caffeïn (Aubert), die Opiumalkaloïde (Baxt). Nach meinen eigenen Untersuchungen glaube ich es als im höchsten Grade wahrscheinlich bezeichnen zu dürfen, dass es keine auf das Nervensystem wirkende Substanz gibt, welche nicht, in geeigneter Menge dargereicht, während eines gewissen Stadiums ihrer Wirkung die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks vergrössert. Nicht nur bei allen darauf untersuchten Alkaloiden, sondern auch bei einer grossen Menge anderer Stoffe, z. B. Ammoniak, Aethyläther u. a., habe ich dies bestätigt gefunden. Zuweilen entgeht aber die reflexerhöhende Wirkung der Beobachtung wegen des Einflusses, den das Gift auf andere Theile des Nervensystems äussert: so beim Curare wegen der Lähmung der peripherischen Nerven; bei den meisten andern kommt die Reflexerhöhung deutlicher zum Vorschein, wenn das Gehirn entfernt ist, hier muss also eine Verstärkung der hemmenden Wirkung, die das Gehirn normaler Weise schon ausübt, angenommen werden, so beim Chinin, Atropin und den Opiumalkaloïden. Digitalin lässt nach Weil in kleinen Dosen das Rückenmark unverändert, erzeugt aber bei Erhaltung des Gehirns Hemmung der Reflexe. Von wesentlichem Einflusse auf die Reflexerregbarkeit ist endlich nach Uspensky die Beschaffenheit des Blutes: derselbe sah geringe Gaben von Strychnin wirkungslos, als er den Zustand der Apnoë (S. 411) herstellte. Nach Ebner sind es aber die Bewegungen bei Einleitung der künstlichen Respiration, welche in diesem Fall die verminderte Erregbarkeit verursachen.

Wir haben hier nur die Reflexbeziehungen zwischen der Haut und den Sceletmuskeln erörtert. Als unwichtigere oder seltenere Vorkommnisse seien

noch erwähnt Reflexe von den sensibeln Nerven der Schleimhäute auf die Sceletmuskeln und Reflexe von den sensibeln Nerven der Haut auf organische Muskeln oder auf Drüsen. Als Beispiele letzterer Art können die Contraction der Samenblasen bei Reizung des Penis und die Thränensecretion bei Reizung der Conjunctivalschleimhaut angeführt werden. Schliesslich wollen wir auch für die oben im Eingang erörterten Phänomene der Mitbewegung und Mitempfindung noch einige Fälle aufzählen. Die bekanntesten Mitbewegungen sind die Mitbewegungen der Finger, wo nur anhaltende Uebung die unwillkürliche Association zu lösen vermag. Fälle von Mitempfindung sind die Verbreitung der Schmerzen bei Neuralgieen, der Hustenreiz bei Erregung des äusseren Gehörgangs, der Niessreiz bei Erregung der Conjunctiva des Auges; diese Beispiele gehören zum Theil dem Gebiet der Gehirnnerven an, wo Mitbewegung und Mitempfindung ganz in derselben Weise auftreten wie beim Rückenmark, wesshalb wir dort auf diesen Gegenstand nicht mehr zurückkommen werden. Als eine vierte Form der Uebertragung hat man früher zuweilen auch die Reflexempfindung, das Entstehen von Empfindungen in Folge von Muskelbewegungen, unterschieden. Es ist aber bis jetzt keine Thatsache beigebracht worden, die ein solches Uebertragen der Reizung von motorischen auf sensible Nerven bewiese *).

3) Das Rückenmark als selbständiges Centralorgan. Als Reflexorgan bildet das Rückenmark den Centralapparat für einige wichtige Functionen. So kann, so lange das Lendenmark erhalten ist, auf Reizung der betreffenden Theile Entleerung der Blase, des Mastdarms, des Uterus, sowie Erection erfolgen; ebenso enthält das Lendenmark wahrscheinlich selbständige vasomotorische Centren, da erst nach der Durchschneidung desselben eine bleibende Hyperämie der hinteren Extremitäten eintritt (Goltz). Ausser dieser reflectorischen und automatischen Wirksamkeit hat man dem Rückenmark zuweilen einen niedrigen Grad psychischer Function zugeschrieben. Man erschloss dies daraus, dass die Muskelbewegungen, welche reflectorisch auf Empfindungsreize entstehen, nicht nur im Allgemeinen Zweckmässigkeit zeigen, sondern dass sie auch veränderten Bedingungen sich anpassen. So beugt z. B. ein enthaupteter Frosch, wenn man ihm den Oberschenkel mit Säure betupft, den Fuss der gereizten Seite und wischt die Säure von der betreffenden Stelle ab. Schneidet man den Fuss ab, so macht das Thier zuerst einige fruchtlose Versuche mit dem ampu-

*) J. Müller, Physiologie, Bd. 1. Marshal Hall, über das Nervensystem, übers. von Kürschner, 1840. Pflüger, die sensorischen Functionen des Rückenmarks, 1853. Setschenow und Paschutin, neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches, 1865. Goltz, die Functionen der Nervencentren des Frosches, 1869, u. Pflüger's Archiv, Bd. 8. Freusberg, ebend. Bd. 10. Wundt, Mechanik der Nerven und Nervencentren, II, 1876. Uspensky, Archiv f. Anat. u. Phys., 1868. Ebner, Diss. Giessen, 1870. Ueber Gifte vergl. W. Baxt, Archiv f. Anat. u. Phys., 1869. Weil, ebend. 1871. Chapéron, Pflüger's Archiv, Bd. 2. Aubert, ebend. Bd. 5. Wundt, a. a. O.

tirten Bein, dann aber beugt es den andern Schenkel und sucht jetzt mit dem Fuss dieser Seite den Reiz zu entfernen. In dieser Wahl liegt anscheinend Ueberlegung und Absicht. Da wir aber ein zweckthätiges und überlegtes Handeln nur aus unserm Bewusstsein kennen, so hat man geglaubt, auch dem Rückenmark ein dunkles Bewusstsein beilegen zu müssen (Pflüger, Auerbach). Auf der andern Seite wurde hervorgehoben, dass alle jene Aeusserungen als blosse Reflexbewegungen gedeutet werden können, sobald man annimmt, dass der Mechanismus des Rückenmarks die Eigenschaft der Selbstregulirung besitzt, wodurch, wenn der zunächst ausgelöste Reflex das Ziel, welches die in Gang gebrachte Bewegung zur Ruhe bringt, nicht erreicht, so lange andere Reflexe in Anspruch genommen werden, bis dieses Ziel (im obigen Beispiel das Abwischen der gereizten Stelle) endlich doch erreicht ist (Schiff, Goltz, Wundt). In der Deutung der Erscheinungen, welche enthirnte Thiere darbieten, stehen sich somit eine psychologische und eine mechanistische Auffassung gegenüber. Eine sichere Entscheidung zwischen diesen beiden Auffassungen ist, bei der Schwierigkeit über die Existenz psychischer Functionen aus der objectiven Beobachtung zu urtheilen, nicht möglich. Doch ist zu bedenken, dass 1) die Zweckmässigkeit der Reflexe und ihre Veränderlichkeit nach äusseren Bedingungen mit ihrer mechanischen Natur nicht in einem nothwendigen Widerspruche steht, und dass 2) der Annahme eines bei ihnen wirksamen Bewusstseins und Willens insofern jede Unterlage fehlt, als die Reflexe sich stets auf einfachere oder complicirtere Abwehr- und Fluchtbewegungen auf äussere Reize beschränken, während niemals bei Thieren, deren Grosshirnlappen entfernt sind, spontane Bewegungen eintreten, aus denen wir doch objectiv allein mit einiger Sicherheit auf das Vorhandensein von Vorstellungen und Willensregungen zu schliessen vermögen.

Die frühere Physiologie vor A. v. Haller hielt jede am Thierkörper auf Reize entstehende Bewegung meist für eine psychische, mit einem gewissen Grad von Bewusstsein verknüpfte Leistung. Erst seit Haller gewöhnte man sich daran, die Nerven als blosse Leiter der Erregung aufzufassen, das Rückenmark aber betrachtete man als den gemeinsamen Stamm aller Rumpfnerven. Die Reflexbewegungen erklärte man seit J. Müller und M. Hall durch Uebertragungen der Erregung, die nach der Meinung der Einen durch unmittelbare Querleitung von einer ersten Faser auf eine zweite naheliegende, nach der Meinung der Andern durch die graue Substanz geschehe. Diese mechanische Erklärungsweise blieb die herrschende, obgleich frühe schon Legallois u. A. auf die anscheinende Ueberlegung in den Handlungen decapitirter Thiere hinwiesen. Pflüger hat dann wieder auf Grund der oben angeführten Beobachtungen hin dem Rückenmark »sensorische Functionen« zugeschrieben. Ihm gegenüber suchten Schiff, Goltz u. A. die Reflextheorie zu vertheidigen. Lotze bemerkte, indem er an den unwillkürlichen Ablauf eingeübter Bewegungen beim Menschen erinnerte, dass jene auf ein Bewusstsein gedeuteten Handlungen möglicher Weise bloss die Nachwirkungen eines solchen auf den Mechanismus des Reflex-

organs sein könnten. Ich habe darauf hingewiesen, dass, sobald man mit Darwin die Vererbung physischer Dispositionen annimmt, solche Nachwirkungen als während der ganzen Entwicklung der Species erworbene und von dem einzelnen Individuum ererbte Eigenschaften des centralen Mechanismus gedacht werden können. Diese Vermittlungshypothesen zeigen deutlich, dass man es hier mit einem Gebiet von Erscheinungen zu thun hat, welches beide Erklärungen, die psychologische und die mechanistische, nahe legt. Immerhin dürften die oben geltend gemachten Gründe sowohl für die Rückenmarks- und Oblongatareflexe wie für die, namentlich von den Vier- und Sehhügeln ausgehenden, Gehirnreflexe der mechanischen Erklärung den Vorzug geben*).

Abgesehen von den auf äussere Reize eintretenden Bewegungsreactionen scheinen sich bei enthirnten Thieren die Muskeln vom Rückenmark aus in einem geringen Grad tonischer Erregung zu befinden. Man schliesst dies daraus, dass ein vertical aufgehängter, nur noch mit Rückenmark versehener Frosch eine sehr schwache Beugung des Beines erkennen lässt, die aufhört, sobald die sensibeln Wurzeln durchschnitten werden (Brondgeest). Letztere Thatsache lehrt aber, dass es sich hier nicht um einen automatischen, sondern um einen reflectorischen Tonus handelt, welcher von den sensibeln Nerven der Haut ausgelöst wird. Die Angabe von Cyon, dass Durchschneidung der hintern Wurzeln die Erregbarkeit der vordern erhöhe, steht vielleicht mit dieser Erscheinung in Zusammenhang. Die Centren für die Contraction gewisser glatter Muskeln, welche man in das Rückenmark verlegt, sind die Centren für die Blutgefässe (S. 355), den Blasensphincter (S. 464), den Analsphincter (S. 466), den Dilatator der Pupille (S. 632) und für die Uterusbewegungen (Goltz). Alle diese Centren sind jedenfalls vorwiegend Reflexcentren; man hat daher zuweilen bezweifelt, ob das Rückenmark auch automatischer Erregungen fähig sei. Doch fand Luchsinger, dass dasselbe durch dyspnoisches Blut zur Auslösung von Muskelkrämpfen erregt wird, die selbst nach der Durchschneidung der sensibeln Nerven noch eintraten. Ebenso machen es die auf S. 355 erwähnten Beobachtungen von Goltz wahrscheinlich, dass die Gefässnerven automatische Erregungen vom Rückenmark aus empfangen**).

§. 142. Functionen des verlängerten Marks.

Das verlängerte Mark enthält 1) gleich dem Rückenmark die Leitungsbahnen für die aus ihm und unter ihm abtretenden Nerven; es ist 2) der Sitz wichtiger, für die Unterhaltung der vegetativen Vorgänge unentbehrlicher Reflexübertragungen, und es ist ausserdem 3) für mehrere dieser

---

*) Pflüger, a. a. O. Auerbach, Günsburg's med. Ztschr., 1856. Goltz, Königsberger med. Jahrb., Bd. 1. Lotze, Göttinger gel. Anz., 1853. Wundt, Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, Bd. 2, u. physiol. Psychologie, Cap. 21.

**) Brondgeest, Holl. Beitr., 1860. Goltz und Freusberg, Pflüger's Archiv Bd. 9. Luchsinger, Bd. 14.

Vorgänge selbständiges Innervationscentrum. Hierdurch erscheint dies Organ hauptsächlich als der nervöse Centralpunkt des Ernährungsprocesses.

Im untern Theil des verlängerten Marks scheinen die sensibeln und motorischen Erregungen vollkommen wie im Rückenmark in den Fortsetzungen der Hinterstränge, bezw. der Vorder- und Seitenstränge geleitet zu werden. Wie die anatomische Untersuchung lehrt, werden die Hinterstränge im verlängerten Mark zur Seite gedrängt, dem entsprechend zeigen partielle Durchschneidungsversuche, dass die Leitungsbahnen für die Empfindungseindrücke eine seitlichere Lage annehmen (Schiff). Ein Theil der sensibeln Fasern scheint sich noch in der med. oblongata zu kreuzen (obere feinbündelige Pyramidenkreuzung). Die motorischen Fasern, die in den Vorder- und Seitensträngen aufsteigen, treten wahrscheinlich in der untern Pyramidenkreuzung auf die andere Seite, ein Theil derselben soll erst höher oben nahe der Brücke sich kreuzen, und an der Uebergangsstelle des verlängerten Marks in den Pons soll nach Schiff eine theilweise Rückwärtskreuzung auf die ursprüngliche Seite stattfinden. Beim Menschen wird sehr häufig in Hirnkrankheiten vollständige Hemiplegie beobachtet, während diese bei Thieren niemals durch einseitige Hirnverletzungen erzeugt werden kann. In der menschlichen Oblongata scheint daher die Kreuzung eine vollständigere zu sein.

Da die gekreuzte Paralyse bei krankhaften Veränderungen, namentlich Blutergüssen in der einen Hirnhälfte, eine den Pathologen geläufige Erscheinung ist, so ist die Kreuzung der Vorderstränge im verlängerten Mark längst angenommen und gewöhnlich für eine viel vollständigere gehalten worden, als sich nach den Resultaten genauerer Versuche wenigstens bei Thieren herausstellt. Man verlegte dieselbe allgemein in die so augenfällige Pyramidenkreuzung, indem man die Pyramiden für die Fortsetzungen der Vorderstränge ansah. Die neuere Anatomie hat diese Auffassung insofern nicht bestätigt, als sie in den Pyramiden eine Fortsetzung der Seiten- und Hintersprünge nachwies, welche in ihrem grösseren unteren Abschnitt aus gröberen (wahrscheinlich motorischen), in ihrem oberen aus feineren (wahrscheinlich sensorischen) Bündeln besteht. Darnach wird die untere Pyramidenkreuzung am wahrscheinlichsten als der Schlusspunkt der gesammten motorischen Kreuzung betrachtet, die sich in Bezug auf die Vorderstränge das ganze Mark entlang innerhalb der weissen Commissur vollzieht. Gegen diese Ansicht ist jedoch von verschiedenen Seiten Einsprache erhoben worden. Nach Schiff sind die Pyramiden weder motorisch noch kinesodisch; die Kreuzung der motorischen Stränge soll nach ihm theils in der Höhe des calamus scriptorius (durch Gürtelfasern), theils oben nahe der Brücke stattfinden, an der oben erwähnten Rückwärtskreuzung sollen nur die ersteren Fasern sich betheiligen, welche der seitlichen Beugung des Kopfes und der Wirbelsäule vorstehen, die obere einfache Kreuzung soll jene Fasern treffen, welche die Innervation der Hinterfüsse, insbesondere die Streckung derselben bewirken; ferner sollen Nervenbahnen der Vorderextremitäten an dieser Kreuzung theilnehmen. Auch Vulpian glaubt, dass die Pyramiden nicht kinesodisch seien: er fand in pathologischen Fällen halbseitige Atrophie derselben ohne die erwartete halbseitige Paralyse.

Die wichtigsten reflectorischen und automatischen Centren, welche das verlängerte Mark enthält, sind folgende:

1) Das Athemcentrum; es liegt hinter der Austrittsstelle der Vagi nahe dem Seitenrand der grauen Masse, die den Boden der vierten Hirnhöhle bildet. Zerstörung dieser Stelle hat den augenblicklichen Tod zur Folge (Flourens' noeud vital). Jede Körperhälfte hat ihr eigenes Centrum, welches in ein In- und Exspirationscentrum zerfällt, deren gegenseitiges Lageverhältniss aber nicht ermittelt ist, und jedes besteht aus Beschleunigungs- und Hemmungsapparaten. Die Erregung dieser Centren wird theils reflectorisch (durch Vagus, Laryngei, sensible Körpernerven), theils automatisch (durch das Blut) ausgelöst. Vgl. §. 80.

Nach Heidenhain und Gierke ist es ein nach aussen vom Vaguskern gelegenes Längsbündel, das mit dem Vagus- und Glossopharyngeuskern in Verbindung steht, dessen Verletzung die Störungen der Athmung herbeiführt. Nach diesen Beobachtern existirt daher nicht ein Athmungscentrum im gewöhnlich angenommenen Sinne, d. h. als ein bestimmter Heerd grauer Substanz, sondern die verschiedenen Kerne, mit denen jenes Bündel in Verbindung steht, sind an der Athmungsinnervation betheiligt *).

2) Das Hemmungscentrum für die Herzbewegungen; es steht mit den Vagusfasern in Verbindung und scheint nur reflectorisch, nicht automatisch in Wirksamkeit zu treten, dagegen wird es durch Erregungszustände des Grosshirns (Affecte) beeinflusst. Das Beschleunigungscentrum der Herzbewegungen hat wahrscheinlich ebenfalls in der med. oblongata seinen Sitz. Vgl. §. 76.

3) Das Centrum für die Gefässnerven, welches auf dem Boden der Rautengrube einen ansehnlichen Raum einnimmt (S. 353), zerfällt ebenfalls in ein erregendes (pressorisches) und hemmendes (depressorisches) Centrum: beide können nicht nur reflectorisch und cerebral (durch Affecte), sondern auch automatisch (durch Blutveränderungen) gereizt werden. Vgl. §. 73.

4) Das Centrum für den Radialmuskel der Pupille liegt nach Budge theilweise, nach Salkowsky ganz in der med. oblongata; es wird in derselben Weise wie das Athmungs- und vasomotorische Centrum direct durch das Blut beeinflusst, daher Dyspnoë, Contraction der Gefässe und Erweiterung der Pupille in der Regel zusammen auftreten **).

5) Das Centrum für die Schluck- und Kaubewegungen: man schliesst auf den Sitz desselben in der med. oblongata aus dem Auf-

---

*) Gierke, Pflüger's Archiv Bd. 7.

**) Budge, die Bewegung der Iris, 1855. Salkowsky, med. Centralblatt 1867.

treten von Schluck- und Kaumuskelkrämpfen (Trismus) bei Reizungszuständen der letzteren; auch dieses Centrum kann reflectorisch oder central (durch den Willen), nicht aber automatisch erregt werden (vgl. §. 41 u. 42). Die Angabe, dass das Schluckcentrum in den Nebenoliven, das Kaumuskelcentrum in den eigentlichen Oliven liege (Schroeder v. d. Kolk) bedarf der Bestätigung.

6) Das Centrum für combinirte Körperbewegungen. Nachdem im Rückenmark vorzugsweise bestimmte sensible Partieen mit bestimmten Muskelgruppen in Reflexbeziehung gebracht sind, scheinen in der med. oblongata die sämmtlichen Bewegungsnervenfasern des Körpers in eine nähere Verbindung mit einander gesetzt zu sein. Man schliesst dies aus der Thatsache, dass, so lange das verlängerte Mark erhalten ist, sensible Reize weit leichter allgemeine Körperbewegungen nach sich ziehen als nach dem Verlust dieses Organs. Auch bewirkt die mechanische Reizung eines bestimmt abgegrenzten Bezirks am Boden der Rautengrube allgemeine, epilepsieartige Convulsionen. Automatische Erregungen dieses Centrums werden durch dieselben Ursachen, welche auch auf das respiratorische und vasomotorische Centrum wirken, also namentlich durch Veränderungen des in der Medulla strömenden Blutes, hervorgerufen. Sauerstoffmangel oder plötzliche Entziehung des Blutes äussern sich daher zunächst in heftiger Dyspnoë, die dann zu allgemeinen Krämpfen sich steigern kann. Die allgemeinen Zuckungen im Todeskampfe, bei der Verblutung sowie bei plötzlicher Compression aller Hirnarterien beruhen wahrscheinlich auf der nämlichen Ursache. Bei niederen Thieren (Amphibien, Fischen) scheint auch das Centrum der Vorwärtsbewegung des Körpers, welches bei höheren Thieren im Mittel- und Kleinhirn seinen Sitz hat, in das verlängerte Mark verlegt zu sein. Frösche, welche ausser dem Rückenmark noch das verlängerte Mark besitzen, antworten daher auf Hautreize, die sie treffen, nicht bloss durch Reflex- und Abwehrbewegungen, sondern sie entfliehen durch Fortbewegung des ganzen Körpers dem Reize. Dieses Centrum für die Locomotion scheint sich ausserdem in einem geringen Grad dauernder automatischer Reizung zu befinden, da die Thiere, welche noch das verlängerte Mark besitzen, zwar sich nicht ohne äussere Reize fortbewegen, aber fortwährend eine grosse Zahl ihrer Sceletmuskeln, namentlich die Beugemuskeln der Extremitäten, in tonischer Contraction erhalten. Frösche bleiben also z. B. nach Entfernung aller andern Hirntheile aufrecht mit angezogenen Beinen sitzen und fallen erst nach Abtragung auch des verlängerten Marks gelähmt zu Boden.

Ausser den fünf oben angegebenen speciellen Bewegungs- bez. Hemmungscentren wird noch ein Centrum für die Uteruscontractionen im verlängerten Mark angenommen. Bei der Compression der Aorta oder Verblutung (Spiegelberg), bei der Suspension der Athmung, häufig auch bei Reizung sensibler Rückenmarksnerven treten nämlich Uteruscontractionen auf, welche

ausbleiben, wenn das Halsmark zuvor durchschnitten wurde (Oser und Schlesinger). Doch behauptet Cyon, dass nur die Athmungssuspension und die Reizung des plexus uterinus sowie der ersten beiden Sacralnerven, nicht aber die übrigen Einwirkungen (wie reflectorische Reizung, Verblutung) Contractionen hervorrufen. Auch scheint nach den Beobachtungen von Goltz jedenfalls noch ein reflectorisches Centrum derselben im Lendenmark zu existiren.

Die Innervationscentren des verlängerten Marks können hiernach sämmtlich reflectorisch, die meisten auch durch cerebrale Reize (Wille, Affecte), einige endlich automatisch (so das respiratorische, vasomotorische und locomotorische Centrum) in Function treten: im letzteren Fall scheint es immer das Blut zu sein, von welchem die Erregung ausgeht. Die bei Compression der Kopfarterien eintretenden allgemeinen fallsuchtartigen Zuckungen haben die ersten Beobachter dieser Erscheinung, Kussmaul und Tenner, auf eine Reizung der motorischen Gebiete an der Hirnbasis (Brücke, Hirnstiele) bezogen, sie nahmen aber an, dass die med. oblongata als vasomotorisches Centrum durch plötzliche Verengerung der Arterien die gleichen epileptiformen Krämpfe erregen könne. In der That ist nun nicht ausgeschlossen, dass von jenen höher gelegenen Gebieten der motorischen Leitungsbahn ebenfalls verbreitete Zuckungen entstehen können; zweifellos steht aber nach den Beobachtungen an enthirnten Thieren fest, dass die Reizung der med. oblongata allein schon, und zwar ohne Vermittlung des vasomotorischen Centrums, allgemeine reflectorische und automatische Erregungen der locomotorischen Nerven hervorruft. Auf dem Boden der Rautengrube erstreckt sich der Bezirk, dessen mechanische Reizung die Convulsionen bewirkt, nach Nothnagel vom oberen Ende der alae cinereae bis etwas über den locus coeruleus. Auch bei der Compression der Arterien ist es übrigens nicht sowohl die Entziehung des Blutes als des Sauerstoffs oder vielmehr wahrscheinlich die Anhäufung reizender Zersetzungsproducte im Gewebe (S. 418), welche solche Erregung veranlasst. — Schliesslich ist die med. oblongata vielleicht noch als Innervationscentrum für secretorische Processe zu betrachten. Nachgewiesen ist in dieser Beziehung der Einfluss auf den Stoffwechsel der Leber (Diabetesstich, s. §. 79). Es bleibt aber noch festzustellen, inwieweit sie die Innervation der Drüsen direct oder nur indirect, als vasomotorisches Centrum, beeinflusst*).

§. 143. Functionen des Gehirns.

Die sämmtlichen über dem verlängerten Mark gelegenen Hirntheile zerfällen wir für die physiologische Untersuchung am zweckmässigsten in zwei Abschnitte: in das Mittelhirngebiet (Hirnstiele, Brücke und Vierhügel) nebst dem Kleinhirn und in das grosse Gehirn.

---

*) Schroeder v. d. Kolk, Bau und Functionen der medulla oblong., 1858. Flourens, comp. rend. 1851, 1859 et 1862. Kussmaul und Tenner, Moleschott's Unters., Bd. 3. Nothnagel, Virchow's Archiv, Bd. 45. Oser und Schlesinger, Wiener med. Jahrbücher, 1872. Cyon, Pflüger's Archiv, Bd. 8.

1) Mittel- und Kleinhirn. Diese Hirntheile umfassen theils die Leitungsbahnen zwischen verlängertem Mark und Gehirn (Markfasern der Hirnstiele), theils Centren, in welchen muthmasslich Verbindungen verschiedener Leitungsbahnen die Entstehung combinirter Bewegungen, die Zusammenordnung von Empfindungen und die Auslösung zusammengesetzter Reflexe vermitteln (graue Massen in der Brücke und den Hirnstielen, Vierhügel und Kleinhirn). Die Verletzung oder Zerstörung dieser Hirngebiete ruft daher manchfache sensible und motorische Reizungs- und Lähmungserscheinungen hervor.

Unter den Lähmungserscheinungen, welche bei der Unterbrechung motorischer Leitungsbahnen oder bei der Störung motorischer Innervationscentren auftreten, müssen wir die vollständige Lähmung (Paralyse) der Muskeln von der unvollständigen Lähmung (Parese) unterscheiden. Die letztere begreift alle jene Zustände in sich, wo Muskeln der Innervation ihrer Centren nicht völlig entzogen sind, sondern wo sie entweder nur mit geringerer Kraft sich contrahiren, oder aber wo sie nur den von den höheren Nervencentren ausgehenden Willensimpulsen mehr oder weniger entzogen sind, während die von niedrigeren Centralorganen ausgehenden Reflexe oder tonischen Erregungen noch vollständig in normaler Weise zu Stande kommen. Die Paresen letzterer Art namentlich sind es, welche bei Verletzungen einzelner Hirntheile eine Reihe charakteristischer Bewegungsstörungen verursachen.

a) Hirnstiele. Verletzung derselben bewirkt heftige Schmerzenszeichen und Muskelkrämpfe, letztere vorzugsweise auf der der Verletzung entgegengesetzten Seite, auf der sich zugleich die Ohrarterien contrahiren und vermehrte Speichelsecretion eintritt. Nach kurzer Zeit folgt diesen Reizungserscheinungen Anästhesie, sowie mangelhafte Beherrschung der Muskeln durch den Willen (Parese), beides auf der dem Schnitt entgegengesetzten Seite. Diese Lähmungssymptome vermindern sich dann sehr allmälig. Als eine Folge der halbseitigen Parese stellen eigenthümliche Bewegungsstörungen sich ein: zuerst dreht sich das Thier um seine eigene Ferse gegen die nicht-operirte Seite, so dass die Längsaxe seines Körpers den Radius des Kreises bildet, den es beschreibt (Zeigerbewegung); dann, bei allmäliger Abnahme der Parese, bewegt es sich nach derselben Richtung in Kreisen, in deren Peripherie nun die Längsaxe des Körpers gelegen ist, ähnlich also einem Pferd, das an der Leine geführt wird (Reitbahn-, Manège-Bewegungen), mit der Erholung der Thiere werden die Kreise immer grösser, bis sie schliesslich ganz oder fast ganz in die normale geradlinige Richtung übergehen. Kurz nach der Verletzung geschehen diese Bewegungen mit grosser Energie, anscheinend unter einem von dem Willen des Thieres unabhängigen Zwang, daher man sie auch im Allgemeinen als »Zwangsbewegungen« bezeichnet, später äussern sie sich bloss als abnorme Formen der willkürlichen Locomotion. Die Zeigerbewegung ist um so energischer und hält um so länger an, ehe sie in die Reitbahnbewegung übergeht, je näher der Schnitt dem Pons kommt; je weiter nach vorn die

Verletzung fällt, um so mehr besteht von Anfang an eigentliche Reitbahnbewegung.

Der zuletzt hervorgehobene Unterschied hat wahrscheinlich darin seinen Grund, dass, wenn der Schnitt weiter vorn geschieht, die Parese der vordern Extremität, wenn er weiter nach hinten fällt, die der hintern Extremität überwiegt: im ersteren Fall wird die kräftigere Hinterextremität neben der Ablenkung, welche die halbseitige Parese im Ganzen verursacht, immer noch eine Vorwärtsbewegung veranlassen; im letzteren Fall dagegen werden die kräftigeren Vorderbeine eine Drehung um die gelähmten Hintergliedmassen bewirken (Schiff). Auch die Stellung des Kopfes ist in beiden Fällen eine verschiedene. Am untern Ende der Hirnstiele haben sich nämlich zwar die motorischen Bahnen für die Extremitätenmuskeln sowie sämmtliche sensible Bahnen bereits gekreuzt, die Bahnen für die Rücken- und Halsmuskeln kreuzen sich aber erst ungefähr von der Höhe des tuber cinereum an (Afanasieff). Fällt nun der Schnitt vor diese Grenze, so werden Kopf und Hals gegen die operirte Seite abgelenkt; fällt er hinter dieselbe, so drehen sich jene gegen die nicht-operirte Seite, auf welcher letztern sich dann auch zuerst in Folge der Reizung des Oculomotorius die Pupille verengert und bei eingetretener Lähmung wieder erweitert. Jene Kopfhaltung kann nun möglicher Weise noch die Richtung der Reitbahnbewegung begünstigen; daher dieselbe stärker ist, wenn der Hirnschenkel weiter hinten durchschnitten worden. Nach Schiff soll auch an den Vorderextremitäten die Parese theils gleichseitig, theils gekreuzt sein, indem die Abductoren der operirten und die Adductoren der nicht-operirten Seite paretisch sind, wodurch bei jeder Bewegung das Vorderbein der operirten Seite nach innen, das der nicht-operirten nach aussen abgelenkt wird, eine Ablenkung, welche ebenfalls die Bewegung nach der letzteren Seite begünstigen muss. Verletzungen des Sehhügels bewirken dieselben Erscheinungen wie Schnitte in den vordern Theil der Hirnschenkel, ohne Zweifel weil dadurch der darunter liegende Hirnschenkel getroffen wird. Fällt aber der Schnitt in den vordern Theil der Sehhügel, so erfolgt nach Schiff die Drehung in umgekehrter Richtung, nämlich nach der Seite des Schnitts. Hieraus wäre zu folgern, dass im Gebiet der Sehhügel eine theilweise Rückwärtskreuzung der motorischen Bahnen der Hirnschenkel stattfindet, was mit den Ergebnissen der anatomischen Untersuchung (S. 759) wohl übereinstimmen würde.

b) Pons Varoli. Auch seine Durchschneidung oder Reizung ist von heftigen Bewegungen und Schmerzenszeichen begleitet. Auf einseitige Durchschneidung des vordern Theils (der Längsfaserzüge) entsteht noch intensivere Zeigerbewegung nach der nicht-operirten Seite als nach Durchschneidung der hintern Partie des Hirnstiels und starke Verkrümmung der Wirbelsäule nach der Seite des Schnitts. Verletzungen der weiter zurückgelegenen Theile des Pons, welche dann immer auch seine Querfasern und die Brückenarme des Kleinhirns treffen, erzeugen, wenn sie einseitig sind, Rollbewegungen derselben Art, wie sie bei halbseitiger Verletzung des Kleinhirns eintreten. Nach der Abtragung der höheren Centraltheile behalten die Thiere, so lange nur der Pons erhalten bleibt, ihre aufrechte Stellung bei, sie äussern, wenn sensible Hautnerven gereizt werden, deutliche

Schmerzenszeichen und führen zusammengesetzte Fluchtbewegungen aus. Sobald der Pons vollständig abgetragen ist, hören diese Erscheinungen auf und bleiben nur noch die vom Rückenmark und der medulla oblongata abhängigen Reflexe bestehen.

In den grauen Massen der Brücke scheinen sich somit die zur Locomotion, zur aufrechten Stellung und Schmerzäusserung erforderlichen Bewegungen zu combiniren. Dabei ist jedoch nicht zu vergessen, dass die Abtragung des Pons immer auch das kleine Gehirn durch Zerstörung der Brückenarme ganz oder theilweise ausser Function setzt. Manche haben den Pons wegen der angegebenen Erscheinungen als das „sensorium communè“, als die Stätte, in welcher die Empfindungen gesammelt werden, und wo die durch Empfindungen veranlassten Bewegungen stattfinden (Longet), Andere sogar als den „Sitz des Willensvermögens“ (J. Müller) betrachtet. Da es sich aber hierbei auf keinen Fall um bewusste Empfindungen handelt, und da Bewegungsreactionen ähnlicher, wenn auch einfacherer Art auf sensible Reize schon im Rückenmark und verlängerten Mark stattfinden, so lassen wohl alle Erscheinungen als zusammengesetztere Reflexe sich deuten, welche der Pons durch seine grauen Massen vermittelt. Bei niederen Thieren, welchen der Pons fehlt, scheinen seine Functionen theils der med. oblongata, theils den Vier- oder Zweihügeln (lobi optici) übertragen zu sein.

c) Vierhügel. Zerstörung des vordern Vierhügels (sowie des äusseren Kniehöckers) bewirkt Erblindung auf der entgegengesetzten Seite; auf Reizung desselben beobachtet man, ebenfalls gekreuzt, Contractionen der Pupille (Flourens). Trägt man alle Hirntheile oberhalb der Vierhügel ab, so bleibt noch Verengerung der Pupille auf Lichtreize sowie nach mechanischer Reizung des nervus opticus bestehen (H. Mayo), ja einzelne Handlungen solcher Thiere lassen darauf schliessen, dass dieselben noch Gesichtswahrnehmungen einfachster Art vollziehen können (Longet, Goltz). Bei Fröschen (wahrscheinlich überhaupt bei allen Thieren, denen der Pons fehlt) erweisen sich die Vierhügel als die Centren zusammengesetzter Fluchtbewegungen nach der Einwirkung von Reizen sowie solcher Bewegungen, die auf die Erhaltung des Gleichgewichts abzielen (Goltz).

Die angegebenen Beobachtungen beweisen, dass das vordere Vierhügelpaar beim Menschen und den Säugethieren das Reflexcentrum des Gesichtssinns ist; die Bedeutung des hinteren Hügelpaars ist noch völlig dunkel. Eine längere Zeit bestandene Erblindung hat meistens Atrophie des tractus opticus und des vordern Vierhügels der entgegengesetzten Seite zur Folge. Beim Menschen scheint übrigens die gekreuzte Wirkung eine unvollständigere zu sein als bei allen andern Thieren. Die Reitbahnbewegungen, die man ausserdem nach tieferen Verletzungen der Vierhügel beobachtet, rühren wahrscheinlich von der Mitverletzung der unterliegenden Hirnschenkel her.

d) Kleines Gehirn. Verletzungen desselben bewirken theils unmittelbare Reizungserscheinungen, theils zurückbleibende Bewegungsstörungen. Die Reizungserscheinungen bei Verletzung der einen Kleinhirnhälfte

bestehen in Drehung des Kopfes und Krümmung der Wirbelsäule nach der entgegengesetzten Seite, in Bewegungen des Vorderbeins, der Gesichts- und Kiefermuskeln auf der verletzten Seite (Nothnagel). Die zurückbleibenden Bewegungsstörungen sind meistens nur nach umfangreichen Verletzungen zu bemerken; sie sind je nach dem Ort des Eingriffs verschieden. Verletzung einer Kleinhirnhälfte oder des einen Brückenarms bewirkt Rollbewegungen um die Körperaxe, welche bei Verletzung des Brückenarms von der gesunden gegen die operirte Seite, bei Verletzung der Kleinhirnhälfte von der operirten gegen die gesunde Seite gerichtet sind. Im ersteren Fall ist zugleich meistens das Auge der verletzten Seite nach unten und innen, das andere nach oben und aussen abgelenkt, im zweiten Fall findet sich die entgegengesetzte Abweichung. Reizung der vordern Kleinhirnschenkel (processus ad corpora quadrigem.), ebenso der hintern (proc. ad med. oblong.) und der sich in sie fortsetzenden strickförmigen Körper soll nach Magendie und Longet Schmerzen verursachen. Nach Abtragung des ganzen kleinen Gehirns oder Durchschneidung seiner beiden Seitenhälften werden alle Bewegungen zitternd und unsicher (Flourens).

Nachdem man früher dem Kleinhirn ohne zureichende Beweisgründe die verschiedensten Functionen zugeschrieben (so hielt es Willis für das Organ der willkürlichen Bewegungen, Gall für den Sitz des Geschlechtstriebs), hat zuerst Flourens, auf die Erscheinungen nach seiner Abtragung gestützt, die „Coordination der Bewegungen" auf dasselbe zurückgeführt. Vielfach hat man auch aus anatomischen Gründen eine nähere Beziehung des Gehörssinns zum Kleinhirn vermuthet; in der That will Renzi bei Erkrankungen desselben nicht nur Störungen des Gehörs, sondern auch des Gesichts beobachtet haben. Unzweifelhaft festgestellt sind aber nur die oben angeführten Bewegungsstörungen. Um für diese eine bestimmtere Erklärung zu geben, als sie in der von Flourens aufgestellten Bezeichnung des Kleinhirns als eines „Coordinators der Bewegungen" enthalten ist, hat Lussana angenommen, in demselben kämen die Bewegungsempfindungen (S. 600) zu Stande. Doch diese Hypothese könnte vielleicht die Bewegungsstörungen, welche nach Abtragung des ganzen Kleinhirns entstehen, aber weder die von Nothnagel beobachteten Reizungserscheinungen noch die eigenthümlichen Rollbewegungen nach einseitigen Verletzungen erklären. Während die Zwangsbewegungen nach Verletzung der Grosshirnschenkel mehr als Störungen der willkürlichen Locomotion sich äussern und daher aus einer Aufhebung des Willenseinflusses auf bestimmte Muskelgruppen sich ableiten lassen, scheinen die Rollungen nach Kleinhirnverletzungen mit unwiderstehlicher Gewalt vor sich zu gehen und in einem permanenten Schwindelgefühl ihre Ursache zu haben. Ich selbst habe daher die Vermuthung geäussert, dass das kleine Gehirn zur unmittelbaren Regulation der Willkürbewegungen durch die Empfindungseindrücke bestimmt sei, eine Annahme, welche sich mit den anatomischen Verhältnissen in Zusammenhang bringen liesse, da sich in der Rinde des Kleinhirns sensorische Fasern mit solchen zu verbinden scheinen, die in den Brückenarmen zu den motorischen Provinzen des Vorderhirns hinziehen. Eine noch wichtigere Rolle ist Goltz geneigt dem kleinen Gehirn zuzutheilen, wobei er sich freilich nicht auf direct an demselben ausgeführte

Versuche, sondern auf die unten zu besprechenden Beobachtungen an Thieren stützt, bei denen mehr oder weniger erhebliche Theile des Grosshirns zerstört worden sind. Da sich bei diesen Thieren Sensibilität und willkürliche Bewegung (Gehen, Laufen u. dgl.) wieder herstellen, so ist er geneigt das Kleinhirn und seine Verbindung als das nächste Centrum dieser Functionen anzusehen und dem grossen Gehirn nur die durch Intellect und Gemüthsbewegungen erfolgende Regulirung jener Functionen vorzubehalten.

e) **Die Bogengänge des Ohrlabyrinths.** Obgleich die halbcirkelförmigen Canäle nicht zum Centralorgan selbst gehören, sondern mit demselben erst durch Nervenfasern, die dem Hörnerven zugehören, in Verbindung stehen, so gleichen doch die nach Verletzung derselben eintretenden Störungen so sehr den Erscheinungen nach Verletzung gewisser Centraltheile, namentlich des Kleinhirns, dass es zweckmässig scheint ihre Betrachtung hier anzuschliessen. Die Bewegungsstörungen, die entstehen, gleichen den Bewegungen beim Schwindel. Bei partieller Verletzung erfolgen Bewegungen des Kopfes nach der der Verletzung entgegengesetzten Richtung und in der Ebene des verletzten Canals, also bald ein Pendeln in horizontaler Ebene (horizontale Bogengänge) bald ein Vor- oder Rückwärtswerfen des Kopfes (verticale Bogengänge); bei umfangreicheren Verletzungen sind die Ortsbewegungen taumelnd und werden statt gerade aus nach der der Verletzung entgegengesetzten Seite gerichtet (Breuer). Die Vermuthung liegt nahe, dass der Schwindel, der bei der Drehung des Körpers um irgend eine Axe eintritt, sowie die von Purkinje und Hitzig bei der galvanischen Durchströmung des Hinterhauptes beobachteten Schwindelanfälle ebenfalls ihren Sitz in den Bogengängen des Ohrlabyrinthes haben, und man hat desshalb die letzteren als ein Gleichgewichtsorgan für die Körperbewegungen betrachtet (Goltz).

Die von Flourens zuerst beobachteten Erscheinungen nach Verletzung der Bogengänge sind in neuerer Zeit von Goltz, Breuer, Mach u. A. eingehender studirt und mit den Erscheinungen des Drehschwindels, galvanischen Schwindels u. s. w. in Zusammenhang gebracht worden. Mach construirte einen Apparat, der um eine verticale und eine horizontale Axe gedreht werden konnte, und in welchem sich ein Stuhl befand, auf welchem die Versuchsperson sass, an welcher nun, bald mit verdeckten Augen bald ohne dies, bei verschiedener Neigung des Körpers Drehschwindel hervorgebracht werden konnte. Hierbei ergab sich, dass die Drehempfindung aufhörte, sobald die Drehung mit constanter Geschwindigkeit erfolgte, dass wir also nur eine Empfindung für die Winkelbeschleunigung besitzen. Man könnte sich nun wohl vorstellen, dass die Bewegung oder die plötzliche Druckänderung des Labyrinthwassers, wie sie bei beschleunigter Bewegung geschehen muss, hier reizend auf Nervenendigungen wirke. Beim galvanischen Schwindel liesse sich, wenn man ihn auf dasselbe Moment zurückführt, an die Bewegungen denken, welche allgemein der galvanische Strom in Flüssigkeiten hervorbringt. Der galvanische Schwindel, welchen Purkinje und Hitzig bei Aufsetzung beider Elektroden auf die processus mastoidei zu Stande brachten, besteht in Scheinbewegungen

des Kopfes und Körpers sowie der sichtbaren Objecte in der Richtung des Stromes. Indem man so einerseits das normale Gleichgewichtsgefühl des Körpers, anderseits die Störungen desselben auf die Bogengänge zurückführt, denkt man sich dieselben gleich einer Wasserwaage wirksam, deren Wände Empfindung besitzen und daher die in ihr stattfindenden Bewegungen zum Bewusstsein bringen. Es ist jedoch zu bemerken, dass ein zwingender Beweis für die Abhängigkeit der Erscheinungen des Drehschwindels sowie des galvanischen Schwindels von der Function der Bogengänge nicht existirt, und dass selbst, wie *Böttcher* hervorgehoben hat, die bei der Verletzung der Bogengänge nicht zu vermeidenden Eingriffe in die Function des Kleinhirns es einigermassen zweifelhaft machen können, ob die auftretenden Störungen wirklich auch von der Verletzung der Bogengänge und nicht von derjenigen des Kleinhirns herrühren.

Zwangsbewegungen im Allgemeinen. Die sämmtlichen Zwangsbewegungen, die nach der Verletzung der verschiedenen Theile des Mittel- und Kleinhirns beobachtet werden, lassen sich in folgende Uebersicht zusammenfassen:

Drehung um einen entfernten Mittelpunkt (Reitbahnbewegung)		Drehung um die Ferse (Zeigerbewegung)	Drehung um die Körperaxe (Rollbewegung)	
Drehung nach der Seite der Verletzung: vorderer Theil des Sehhügels.	Drehung nach der entgegengesetzten Seite: hinterer Theil des Sehhügels u. Grosshirnschenkel; Bogengänge.	Drehung nach der entgegengesetzten Seite: Brücke und hinterster Theil des Grosshirnschenkels.	Drehung nach der Seite der Verletzung: Brückenarm.	Drehung nach der entgegengesetzten Seite: Kleinhirnhälfte.

Zur *Erklärung der Zwangsbewegungen* sind folgende Hypothesen aufgestellt worden: 1) *Magendie* leitete sie ab aus einem gestörten Gleichgewichte bewegender Kräfte; im Grosshirnstiel der einen Seite wirke z. B., so nahm er an, eine Kraft der Drehung nach rechts, im Grosshirnstiel der andern Seite eine Kraft der Drehung nach links; werde die eine dieser Kräfte aufgehoben, so trete ein unwiderstehlicher Zwang zur Drehung im Sinne der übrig gebliebenen Kraft ein. *Flourens* modificirte diese Hypothese insofern, als er nicht einfach Kräfte der Bewegung, sondern Kräfte für die *Moderation* der Bewegungen in den betreffenden Centraltheilen annahm. 2) *Henle* machte zuerst darauf aufmerksam, dass viele Zwangsbewegungen an die unwillkürlichen Bewegungen beim Schwindel erinnern. Da nun der Schwindel ein Gefühl des gestörten Gleichgewichts ist, so beruhen nach dieser Auffassung auch die Zwangsbewegungen auf einer Störung des normalen Gleichgewichtgefühls. 3) *Eine halbseitige Lähmung der Muskeln* hat zuerst *Lafarque* angenommen. Diese Hypothese wurde von *Schiff* verbessert, indem er bei den meisten Zwangsbewegungen eine auf beiden Seiten ungleich vertheilte Lähmung nachwies und genauer die Ausbreitung derselben zu bestimmen suchte, auch bereits hervorhob, dass nur eine Aufhebung des Willenseinflusses, keine vollständige Paralyse anzunehmen sei. 4) Eine der vorigen gerade entgegengesetzte Ansicht hat *Brown-*

Séquard entwickelt; nach ihm erzeugen die Verletzungen der Hirntheile dauernde Reizzustände, welche in krampfhaften Bewegungen, die vorzugsweise auf eine Seite beschränkt sind, sich äussern. — Keine dieser Hypothesen scheint für alle Fälle zuzureichen, sondern für gewisse Störungen die zweite, für andere die dritte dieser Hypothesen die richtige Erklärung zu geben, und zwar leiten wir nach Obigem die Reitbahn- und Zeigerbewegungen aus einer grossentheils halbseitigen Parese, die Rollungen aber, wie sie nach Verletzungen des Kleinhirns beobachtet werden, aus Störungen des Gleichgewichtgefühls ab *).

2) Das grosse Gehirn. Die Functionen der einzelnen Gebilde, welche im Innern der Grosshirnlappen verborgen liegen, namentlich der Grosshirnganglien (Seh- und Streifenhügel), der Commissuren (Balken und Längscommissuren), des Gewölbes, sind physiologisch noch fast ganz unerforscht. Die Sehhügel sind in ihren oberen Schichten gegen Reize unempfindlich, bei Verletzung der oberflächlichen Lagen treten keine merklichen Störungen der Bewegung ein, doch lassen die Thiere das in eine abnorme Lage gebrachte Bein in dieser verharren; bei tieferen Verletzungen erfolgen Zuckungen und Zeichen des Schmerzes, und dann dieselben Bewegungsstörungen wie nach Verletzungen der Hirnschenkel (Nothnagel); die grauen Massen des Sehhügels sind daher wahrscheinlich als Vereinigungs- und Kreuzungspunkte von Hirnschenkelfasern complicirte Reflexcentren, welche vielleicht zu dem Tastorgan in einer ähnlichen Beziehung stehen wie die Vierhügel zum Sehorgan; die Bahnen für die willkürliche Bewegung und für die bewusste Empfindung scheinen sie aber nicht zu enthalten; eine Beziehung dieser Gebilde zum Gesichtssinn lässt sich nicht nachweisen. Die Streifenhügel sind nach Longet ebenfalls unempfindlich. Doch beobachtete schon Magendie nach Zerstörungen derselben heftige, aber vorübergehende Laufbewegungen der Thiere; nach Nothnagel sind diese Reizungserscheinungen auf die Verletzung einer bestimmten Stelle etwa in der Mitte der Länge und nahe dem freien, dem Ventrikel zugekehrten Rande beschränkt. Zerstörung der Linsenkerne hebt nach Nothnagel die willkürlichen Bewegungen auf, während die Reflexe erhalten bleiben; die Thiere verhalten sich demnach ebenso, als wenn sie ihrer Grosshirnhemisphären beraubt wären. Hiernach darf man vermuthen, dass die

*) Magendie, leçons sur les fonctions du syst. nerv., 1839. Flourens, recherches expér. sur les fonctions du syst. nerv., 1842. Longet, anat. et physiol. du syst. nerv. Schiff, Lehrb. d. Physiol. Brown-Séquard, course of lectures on the physiol. and pathology of the central nervous system, 1861. Lussana e Lemoigne, fisiologia dei centri nervosi encefalici, 1876. Luys, rech. sur le syst. nerveux, 1865. Renzi, ann. univ., 1863 et 64. Goltz, Functionen der Nervencentren des Frosches, und Pflüger's Archiv, 1870. Hitzig, Untersuchungen über das Gehirn, 1874. Nothnagel, Virchow's Archiv, Bd. 68. Mach, Lehre von den Bewegungsempfindungen, 1875. Breuer, Wiener med. Jahrb., 1874 u. 75.

Linsenkerne Knotenpunkte sind für die Sammlung derjenigen Fasern, welche die willkürlichen motorischen Impulse nach der Peripherie leiten, während der Streifenhügel vielleicht zu bestimmten willkürlichen Bewegungen complicirter Art, wie z. B. zu den Laufbewegungen, in Beziehung steht. In Bezug auf den Balken, das Gewölbe und alle andern im Innern des Grosshirns gelegenen Bildungen hat weder das Experiment noch die pathologische Beobachtung bis jetzt zureichende Aufschlüsse gegeben; wir bleiben hier auf die Vermuthung beschränkt, welche die Anatomie an die Hand gibt, dass alle jene verbindenden Fasersysteme zur Combination gewisser Wirkungen der einzelnen Hirntheile bestimmt sind. Der Untersuchung zugänglicher ist die Rinde des grossen Gehirns mit den unmittelbar in sie einstrahlenden Fasern des Stabkranzes. Auch die aus Rinde und Stabkranz bestehende Substanz der Hirnlappen besitzt auf den ersten Anschein weder Sensibilität noch Motilität: sie lässt sich in weitem Umfange abtragen oder mechanisch zerstören, ohne dass Zeichen von Schmerz und Bewegungen eintreten. Trotzdem ist sie nicht absolut unerregbar, denn von gewissen Stellen der Hirnrinde aus lassen sich durch elektrische Reize Muskelzuckungen auslösen. Nach Exstirpation beider Hirnlappen können namentlich Vögel und Amphibien, aber auch Säugethiere längere Zeit ohne jede Störung der vegetativen Functionen und der Beweglichkeit am Leben bleiben (Flourens). Die Pupille verengt sich noch auf Lichteindrücke, Vögel und Amphibien zeigen deutliche Spuren von Gesichtswahrnehmungen (Longet, Goltz), Geschmacksreize erzeugen mimische Bewegungen, auf Hautreize schreien und fliehen die Thiere, auch der Wechsel zwischen Schlaf und Wachen soll nach Flourens erhalten sein; dagegen zeigt sich keine Spur spontaner Bewegungen. Zerstörung einer Hemisphäre pflegt vorübergehende Lähmungserscheinungen auf der entgegengesetzten Körperhälfte nach sich zu ziehen, allmälig aber gleichen solche Störungen sich aus, so dass die Thiere von vollkommen gesunden sich nicht mehr unterscheiden lassen; auch beim Menschen hat man umfangreiche Zerstörungen der einen Hirnhälfte ohne weiteren Nachtheil als rasche Ermüdung der Geistesfunctionen beobachtet. Bei Vögeln und Amphibien stellt sogar, nachdem der grösste Theil beider Hirnlappen entfernt ist, in der Regel bald ein Zustand anscheinend vollkommener Integrität sich ein. Die zuletzt vorgeführten Beobachtungen beweisen, dass jedenfalls verschiedene Theile des Grosshirns in Bezug auf ihre Function vicariirend für einander eintreten können; diese functionelle Aushülfe stellt, wie die langsame Ausgleichung der anfänglichen Störungen zeigt, allmälig sich ein, und sie ist anscheinend um so vollkommener, je beschränkter von Anfang an das Functionsgebiet des Grosshirns gewesen ist, daher bei Amphibien und Vögeln die Restitution der Functionen vollständiger als bei Säugethieren, bei diesen wieder vollständiger als beim Menschen ist. Es liegt nahe in den Verbindungsfasern der Commissuren, der fibrae arcuatae u. s. w. das anatomische Sub-

strat dieser Ausgleichungen zu vermuthen. Ueber die Function der einzelnen Rindengebiete ist bis jetzt nur wenig ermittelt worden. Da der Fuss des Hirnstiels, in den sich die Hauptmasse der Fasern aus dem Vorderseitenstrang des Rückenmarks fortsetzt, vorzugsweise in die Vorderlappen ausstrahlt, so ist es von vornherein wahrscheinlich, dass hauptsächlich in der Rinde der letzteren die Auslösung willkürlicher Bewegungen vor sich geht[1], während in den Scheitel- und Hinterlappen, da in ihnen die Fortsetzungen der Haube ausstrahlen, die ihrerseits mehr mit den sensorischen Theilen der tieferen Centren (Hintersträngen des Rückenmarks, Vier- und Sehhügeln) zusammenhängt, der Sitz der bewussten Empfindungen vermuthet werden kann. Zudem zeigen am Hunde ausgeführte Durchschneidungsversuche der Hirnschenkelfasern, dass vor der Ausstrahlung der letzteren in den Stabkranz die zwischen Sehhügel und Linsenkern gelegenen gemischten Faserzüge der innern Kapsel des Linsenkerns sich scheiden, indem die motorischen Bündel nach vorn, die sensorischen nach rückwärts verlaufen (Veyssière und Vulpian). Die Annahme, dass somit die vorderen Regionen der Hirnrinde mindestens vorzugsweise motorisch, die hinteren sensorisch seien, gewinnt nun eine wichtige Bestätigung in den Ergebnissen, welche die örtlich beschränkte elektrische Reizung der einzelnen Theile der Rindenoberfläche liefert. Reizt man nämlich die Hirnrinde des Hundes oder Kaninchens bei geringem Elektrodenabstand nur mit schwachen Strömen an verschiedenen Stellen, so hat am grössten Theil der Oberfläche die Reizung keinen Erfolg, nur von einzelnen beschränkten Stellen der Vorderlappen aus lassen sich Contractionen in bestimmten Muskelgruppen erhalten. Auf diese Weise sind scharf begrenzte motorische Centren für die Nackenmuskeln, die Muskeln des Vorder- und des Hinterbeins, für den Facialis und die Kaumuskeln nachgewiesen (Fritsch und Hitzig, Ferrier). Die Exstirpation dieser Centren hebt für einige Zeit die willkürliche Innervation der betreffenden Muskeln auf; doch verschwinden solche Störungen immer nach einiger Zeit wieder, indem wahrscheinlich andere Rindentheile stellvertretend die Function übernehmen. Nach hinten von der Sylvischen Spalte sind Zerstörungen der Rinde nicht mehr von directem Einfluss auf die Bewegungen: dagegen scheinen hier die Centren für die bewusste Auffassung der Empfindungen zu liegen. So hebt nach Munk die Exstirpation der Rinde des Hinterhauptlappens nahe seiner hinteren oberen Spitze die Gesichtswahrnehmungen auf, und die Exstirpation der Rinde des Schläfelappens nahe seinem unteren Rande beseitigt die Gehörswahrnehmungen; auch hier stellt sich, wenn die Thiere am Leben bleiben, die Function wieder her. Wie diese physiologischen Beobachtungen so zeugen auch gewisse pathologische Thatsachen dafür, dass die einzelnen Functionen des Grosshirns örtlich begrenzte Centren in der Rinde besitzen. Mit einiger Sicherheit ist aber allerdings bis jetzt nur ein solches Centrum, das der Sprachbildung, durch die Pathologie nachgewiesen. Dasselbe hat in der Rinde des Insellappens und der Umgebung des-

selben seinen Sitz, und zwar ist es am häufigsten das hintere Drittheil der dritten Stirnwindung der linken Seite, nach dessen Zerstörung man eine mehr oder weniger vollständige Sprachlähmung (Aphasie) beobachtet (Broca).

Die einzelnen motorischen Centren haben in der Rinde des Hundegehirns nach Fritsch und Hitzig folgende Lage: 1) für die Nackenmuskeln in der Mitte des präfrontalen Gyrus (nach Owen's Bezeichnung), 2) für die Extensoren und Adductoren des Vorderbeins am äussersten Ende des postfrontalen Gyrus, 3) für die Beugung und Rotation etwas rückwärts von der vorigen Stelle nahe der Coronarfissur, 4) für die Bewegung des Hinterbeins noch weiter nach hinten und medianwärts, 5) für den Facialis im mittleren Theil des supersylvischen Gyrus. Dazu hat Ferrier 6) am Vorderhirn der Katze eine Stelle aufgefunden, deren Reizung Fressbewegungen auslöst. Die Resultate, welche Ferrier in Bezug auf weitere Centren erhielt, werden von Hitzig bestritten und auf die bei der Anwendung starker Inductionsströme, wie sie Ferrier benützte, unvermeidliche Reizung entfernter Theile bezogen. Aehnliche Ergebnisse wie beim Hunde hat Hitzig auch am Gehirn eines Affen erhalten. Ausserdem sind von Hermann, Carville und Duret, Soltmann, Nothnagel, sowie von mir selbst am Hund, der Katze, dem Kaninchen die Resultate bestätigt worden. Während so die Thatsachen kaum bezweifelt werden, ist die Deutung derselben noch Gegenstand der Controverse, und namentlich die Annahme, dass die gereizten Punkte motorische Centren seien, wird von Manchen bestritten. So behauptet Schiff, dass die Reizerfolge in tiefer Chloroform- und Aethernarkose sowie in der Apnoë ausbleiben, und er hält daher die Bewegungen für reflectorisch, die Reizstellen für sensible Rindenpartieen. Die Beschränkung der Bewegungen auf bestimmte Muskelgruppen bei der Reizung bestimmter Rindenstellen scheint jedoch dieser Deutung nicht günstig. Hermann erhebt den Einwand, dass die Erscheinungen möglicher Weise von Stromschleifen auf die tiefer liegenden Theile herrühren könnten, und begründet denselben durch Versuche, in denen nach Entfernung der Hirnrinde die Reizung der betreffenden Stelle noch die nämlichen Bewegungen auslöste. Dies liesse sich freilich auch so deuten, dass hierbei regelmässig die der zerstörten Rindenpartie zugehörigen Stabkranzfasern gereizt werden. Den Exstirpationsversuchen von Fritsch und Hitzig hat Nothnagel mit Erfolg die Zerstörung der Rindenheerde durch Chromsäure, welche durch eine Canüle eingespritzt wurde, substituirt. Derselben Methode bediente er sich auch, um die tiefer liegenden Theile, Linsenkern, Streifenhügel, Sehhügel, zu zerstören. Bei diesen Zerstörungsversuchen zeigt sich nun namentlich dann, wenn sie Theile der Hirnrinde treffen, eine sehr bald eintretende Restitution der Functionen. Diese ist fast von allen Beobachtern so erklärt worden, dass sie ein vicariirendes Eintreten anderer, unverletzter Hirntheile in die Function annahmen. Entweder setzte man voraus, nahe benachbarte Rindenpartieen (Hitzig) oder wenigstens Rindentheile der nämlichen Seite (Carville und Duret) oder endlich die symmetrisch gelegenen Stellen der andern Hirnhälfte (Soltmann) könnten die Function übernehmen. Gegen alle diese Deutungen hat Goltz Zweifel erhoben auf Grund von Versuchen, in denen er umfangreiche Zerstörungen der Hirnlappen vornahm, indem er das Gehirn durch einen Wasserstrahl aus der Schädelhöhle ausspülte, ein in Bezug auf die Aus-

dehnung der Zerstörung freilich sehr unsicheres Verfahren, bei welchem es ihm jedoch gelang, die verstümmelten Thiere längere Zeit am Leben zu erhalten. Nach der fast völligen Zerstörung einer Hirnhälfte fand er hierbei Störungen der Bewegung und Abstumpfung der Empfindung auf der entgegengesetzen Körperseite. Nach umfangreichen Zerstörungen beider Hirnhälften waren auch diese Störungen doppelseitig. In beiden Fällen aber verminderten sie sich im Laufe der Zeit, wenn sie auch nicht völlig verschwanden. Was sich namentlich nicht wieder restituirte, war die psychische Lenkung der Bewegungen durch Affecte, Triebe u. s. w., ebenso blieb die Empfindlichkeit der Sinnesorgane dauernd herabgesetzt, während die rein maschinenmässigen Bewegungen, wie Gehen, Laufen u. s. w., vollkommen ungestört von statten gehen konnten. Goltz ist daher geneigt, die anfänglichen Störungen nach Grosshirnverletzungen nicht als Ausfallserscheinungen sondern als Hemmungserscheinungen aufzufassen und das kleine Hirn als das Centralorgan für die Mehrzahl derjenigen Functionen anzusehen, die man bisher dem Grosshirn zuwies. Einen zureichenden Beweis für diese Auffassung kann ich in den Versuchen von Goltz nicht sehen. Vielmehr scheinen mir dieselben nur darauf hinzuweisen, dass man von dem Princip der stellvertretenden Function eine viel ausgiebigere Anwendung zu machen hat, als es gewöhnlich geschieht, und dass eine Menge von Functionen, die man früher den Grosshirnhemisphären zuwies, in niedrigeren Hirntheilen ihren Sitz haben: so vor allem alle rein maschinenmässigen Bewegungen, für welche immer nur der erste Anstoss und einzelne regulirende Impulse von dem höheren Centralorgan ausgehen werden. Um so begreiflicher ist es, dass solche verhältnissmässig einfache Einwirkungen des Grosshirns sich rasch durch stellvertretende Function wieder herstellen, während alle complicirteren psychischen Einwirkungen, wie die Versuche von Goltz selbst lehren, nicht restituirt werden.

In letzterer Beziehung sind von besonderem Interesse die nach gewissen Verletzungen und Erkrankungen des Grosshirns beim Menschen eintretenden Störungen der Sprache. Das von Bouillaud zuerst aufgestellte und dann namentlich von Broca und Trousseau näher verfolgte Krankheitsbild der Aphasie ist insofern ein psychisches, als die physische Fähigkeit der Bildung von Sprachlauten vollkommen erhalten geblieben ist. Zuweilen ist die Aphasie auch mit Verlust des Schreibvermögens (Agraphie) verbunden, in andern Fällen ist das letztere vorhanden, ebenso ist die Intelligenz der Individuen manchmal wenig oder gar nicht gestört. Oft ist der auszudrückende Begriff vorhanden, aber ein verkehrtes, gewöhnlich dem Begriff oder dem Laut nach verwandtes Wort wird für denselben gewählt (amnemonische Aphasie), in andern Fällen ist die Sprache ganz aufgehoben, manchmal auch auf wenige Worte beschränkt, die dann zur Bezeichnung aller Begriffe gebraucht werden (ataktische Aphasie). Merkwürdiger Weise ist die Aphasie weit häufiger bei linkseitigen als bei rechtseitigen Gehirnerkrankungen beobachtet. Es scheint darnach, dass beide Hirnhälften zwar zu denselben Functionen befähigt sind, aber in der Regel in verschiedenem Maasse in denselben geübt werden, ähnlich unseren ebenfalls symmetrisch gebildeten Körpermuskeln (Broca). Nach einer Hypothese Leyden's dürfte in diesem Fall die Bevorzugung der linken Hemisphäre darin ihren Grund haben, dass sie wegen der Lage der linken Carotis der Blutzufuhr günstigere Bedingungen darbietet, als die rechte Seite, ein Umstand, der, wie schon Gratio-

let bemerkt, vielleicht auch die frühere morphologische Ausbildung der linken Hemisphäre sowie die meistens stärkere Entwicklung der rechtseitigen Körpermusculatur bedingt*).

Beziehung der Gehirnfunctionen zu den psychischen Vorgängen. Die oben aufgezählten Beobachtungen über die Erfolge der Trennung einzelner Hirntheile machen es wahrscheinlich, dass zwar bestimmte Theile des Gehirns zu bestimmten psychischen Functionen in Beziehung stehen, dass aber anderseits zum Theil schon in den niedrigeren Centraltheilen und vor allem in der Hirnrinde eine stellvertretende Function in umfangreicher Weise eintreten kann. Ausserdem setzt aber die Function jedes Hirntheils schon um ihrer complexen Beschaffenheit willen die Verbindung mit anderen Centraltheilen voraus. Wenn man daher aus jener Localisirung der Functionen schliesst, wie es oft geschehen ist, und wie es in übertriebenstem Maass, die Lücken des Wissens durch willkürliche Erfindungen ersetzend, die Phrenologie gethan hat: der betreffende Hirntheil sei abgegrenztes Organ der psychischen Function, so ist dies ebenso unzulässig, als wenn man behaupten wollte, ein motorischer Nerv sei ausschliessliches Organ für die Innervation des von ihm versorgten Muskels, weil nach der Durchschneidung des Nerven die Contraction nicht mehr möglich ist. Wie für den lebenden Muskel die Erregung seines Nerven vom Centralorgan aus, so ist für den Hirntheil der Zusammenhang mit andern Centraltheilen und peripherischen Nervengebilden erforderlich, um die Function zu Stande zu bringen. Je verwickelter die Leistungen, um so verwickeltere Zusammenhänge werden vorauszusetzen sein. So macht es z. B. für die centralen Leistungen des Gesichtssinns die Beobachtung wahrscheinlich, dass in den Vierhügeln die Verknüpfung der sensibeln Opticusfasern einerseits mit den motorischen Apparaten der Accommodation und Adaptation, anderseits mit den Centren für die Augenbewegungen stattfindet. Aber die Vollziehung geordneter Vorstellungen ist wahrscheinlich nicht ohne Beihülfe der Grosshirnhemisphären möglich, und ausserdem dürfte eine gewisse Beziehung des Kleinhirns zu den Augenbewegungen bestehen. Eine den physiologischen Beobachtungen vorläufig gerecht werdende Theorie des centralen Sehactes würde daher vielleicht folgende Gestalt annehmen: In der Netzhaut, die nach ihrer ganzen Structur zwischen einem Sinnesorgan und einem Bestandtheil des Centralorgans die Mitte hält, setzen sich die Aethervibrationen in andere, wahrscheinlich photochemische Vorgänge um. Ob diese Vorgänge schon Empfindungen sind, oder erst in ihrem Zusammenwirken mit centralen Processen Empfindungen werden, lassen wir dahingestellt. Jedenfalls ist es die Netzhaut nicht allein, die Empfindung vermitteln kann, da noch der Erblindete mit atrophirten Sehnerven sich farbenreicher Träume erfreut; anderseits ist

---

*) Flourens, Longet, Schiff a. a. O. Hitzig, Untersuchungen über das Gehirn, 1874, Archiv f. Anat. u. Physiol., 1875 u. 76. Wundt, physiol. Psychologie, Cap. 5. Ferrier, fonctions of the brain, 1876. Carville et Duret, archives de physiol., 1875. Hermann, Pflüger's Archiv, Bd. 10. Nothnagel, Virchow's Archiv, Bd. 57—67. Goltz, Pflüger's Archiv, Bd. 13 und 14. Munk, Berliner klin. Wochenschrift, 1877. Broca, bullet. de la soc. anat., 1861, bullet. de la soc. d'anthropol., 1865. Meynert, Wiener med. Jahrb., 1866. Leyden, Berl. klin. Wochenschr., 1867. Kussmaul, die Störungen der Sprache (Ziemssen's Handbuch, Bd. 12), 1877.

aber auch das Gehirn, ohne dass zuvor die Netzhaut in Function gewesen ist, zu keinen Farbenempfindungen fähig, wie die Beobachtung Blindgeborner lehrt. Wir werden daher annehmen dürfen, dass zur ersten Entstehung der Lichtempfindung der Zusammenhang der Netzhaut mit den centralen Apparaten erforderlich ist, dass aber die in den letzteren erzeugten Signale einigermassen die Existenz der Netzhaut ersetzen können, wenn auch allerdings nur in sehr beschränktem Grade, da bekanntlich Erinnerungsbilder viel blasser und vergänglicher sind als Empfindungen, die unmittelbar von äusseren Eindrücken kommen. In der grauen Substanz der Vierhügel gehen die Opticusfasern mit den motorischen Nervenfasern des Auges eine erste Verbindung ein. Während die Accommodations- und Adaptationsnerven, die einerseits mit Sehnerven-, anderseits mit Augenmuskelnervenfasern (wie der Zusammenhang zwischen Accommodation und Convergenz lehrt) verknüpft zu sein scheinen, hier vielleicht schon ihre definitive Endigung finden, treten die Fortsetzungen der Seh- und Bewegungsnerven des Auges weiter nach oben, ein Theil mag direct durch die Hirnstiele in die Grosshirnhemisphären übertreten, ein anderer Theil mag durch die crura cerebelli ad corpora quadrigem. und ad pontem den Umweg über das kleine Gehirn nehmen, in welchem, wie wir voraussetzen wollen, eine vorläufige, noch nicht durch das Bewusstsein und den Willen beeinflusste Regulirung der Augenbewegungen nach den Lichteindrücken zu Stande kommt. Die hier wirksamen Verbindungsapparate zwischen sensorischen und motorischen Fasern können nun aber von zwei Punkten aus beeinflusst werden: von den Grosshirnhemisphären in centrifugaler und von dem Reflexorgan der Vierhügel in centripetaler Richtung. Die Fortsetzungen der Opticusfasern, die nach unserer Hypothese direct in die Grosshirnhemisphären ausstrahlen, werden hier wohl in den Nervenkörpern der Hirnrinde ihr definitives Ende finden und zugleich irgendwie mit den motorischen Endigungen wieder in Zusammenhang treten, ausserdem aber werden centrale Fasern theils verschiedene Rindengebiete mit einander verbinden, theils aber auch die untergeordneten Sehcentren in Vierhügeln und Kleinhirn noch einmal in der Grosshirnrinde vertreten, so dass Signale sowohl von den im peripherischen Sinnesorgan wie von den in den niedrigeren Sehcentren stattfindenden Vorgängen zum Grosshirn gelangen. Diese Vorstellungen machen es nun im Allgemeinen wohl begreiflich, dass zwar jeder Eingriff in eines jener die Sehfunction vermittelnden Nervengebilde den Sehact stören muss, dass aber diese Störung doch im Allgemeinen um so weniger intensiv ausfällt, je höhere Centralgebilde von dem Eingriff getroffen werden. Wird der Zusammenhang des Klein- oder Grosshirns nur stellenweise getrennt, so wird die Erregung, wie im Rückenmark, andere Bahnen einschlagen, es werden andere Verknüpfungen zwischen den peripherischen Vorgängen und centralen Signalen sich bilden müssen, aber wenn erst die neuen Verbindungen eingeübt sind, so werden die Functionen, falls nur der Eingriff nicht zu umfangreich war, wieder ungestört von statten gehen. Anders werden sich freilich die Erscheinungen gestalten, wenn grössere Massen jener centralen Gebilde, in welchen ein bestimmtes Nervengebiet endigt, verloren gehen. Hier wird entweder complete Aufhebung oder äusserste Beschränkung der Function die Folge sein. Ein Beispiel solcher Beschränkung haben wir z. B. für jene Centralgebilde, welche die verschiedenen sensorischen Faserenden mit den Ursprungspunkten der phonetischen Musculatur verknüpfen, in den Erscheinungen der Aphasie kennen gelernt. Diese Andeutungen sind natürlich weit entfernt, für

eine genügend begründete Hypothese der Gehirnwirkungen beim Sehacte gelten zu sollen, zu einer solchen reichen die Thatsachen noch nicht hin. Sie sollten nur veranschaulichen, wie wir schon heute, so dürftig auch auf diesem Gebiete unser Wissen ist, ein sehr complicirtes Zusammenwirken der Centralgebilde annehmen müssen, wenn wir die physiologischen Erscheinungen, die nach Abtrennung und Verletzung verschiedener Hirntheile auftreten, einigermassen plausibel erklären und dabei physiologische Begriffsmonstra vermeiden wollen, wie die seltsamen »Triebe«, die Magendie als Folge der verschiedenen Hirnverletzungen beschrieb (Trieb zum Vorwärtslaufen, Trieb zu Kreisbewegungen u. s. w.), oder die Begriffe eines »Organs der Intelligenz«, eines »Organs für die Coordination der Bewegungen« u. s. w., wie sie Flourens für das Grosshirn, Kleinhirn u. s. w. aufstellte.

Blutbewegung im Gehirn. Wie in allen Organen, so ist auch im Gehirn das Blut Schwankungen des Drucks unterworfen, welche theils von den Herz-, theils von den Athembewegungen herrühren. Die Druckschwankungen geben, sobald der Schädel eine künstliche Oeffnung, z. B. ein Trepanloch, oder natürliche Stellen geringeren Widerstandes besitzt, wie die Fontanellen Neugeborener, zu dem Phänomen der Hirnbewegungen Veranlassung. Diese letzteren bestehen darin, dass das Gehirn synchronisch jeder Ausathmung und in schwächerem Grade synchronisch jeder Herzsystole an der Stelle verminderten Widerstandes sich vordrängt. Eine wesentliche Bedingung für die Bewegung ist das Vorhandensein der Cerebrospinalflüssigkeit, wahrscheinlich weil dieselbe den Druck gleichmässig fortpflanzt und so gewissermassen die Summe aller bei der Exspiration oder Herzsystole stattfindenden Gefässerweiterungen auf den nicht Widerstand leistenden Theil, z. B. die Trepanationsstelle, concentrirt (Donders); lässt man die Cerebrospinalflüssigkeit abfliessen, so werden die Hirnbewegungen sehr schwach oder ganz unmerklich. In der fest geschlossenen Schädelkapsel des Erwachsenen werden sich die Druckschwankungen, welche bei den eben erwähnten Beobachtungen in ihrem Gesammteffect zum Vorschein kommen, nothwendig auf die ganze Gehirnmasse vertheilen, für jeden einzelnen Punkt also sehr unbedeutend sein. Ein grösseres Interesse bieten diejenigen Schwankungen der Blutvertheilung im Gehirn dar, welche durch wechselnde Gefässinnervation zu Stande kommen, denn es ist wahrscheinlich, dass manche cerebrale Vorgänge, wie Hallucinationen, anscheinend spontane Bewegungen u. s. w., auf denselben beruhen. Um die Circulation im Schädel unabhängig von stattfindenden Hirnbewegungen zu beobachten, macht man nach Donders' Vorgang bei Kaninchen oder Hunden eine kleine Trepanöffnung, die nach Eröffnung der dura mater mit einem Glasplättchen verschlossen wird; es lassen sich dann die Gefässe der pia mater leicht selbst mikroskopisch beobachten. Bis jetzt haben diese Beobachtungen aber noch wenig zweifellose Resultate ergeben. Nach Nothnagel treten die vasomotorischen Nerven der Piagefässe zum grössten Theil in das oberste Halsganglion ein, zum kleineren Theil verlaufen sie im Halstheil des Sympathicus; bei Reizung sensibler Nerven sah er reflectorisch Verengerung der Piagefässe eintreten. Riegel und Jolly konnten aber letzteres Resultat nicht bestätigen: sie sahen die Gefässverengerung nur erfolgen, so lange die Thiere durch Schreien Schmerz äusserten, wobei durch die heftige Exspirationsanstrengung das Gehirn gegen das Trepanloch gedrängt wurde; bei narkotisirten Thieren blieb die sensible Reizung ganz erfolglos. Uebrigens

bewirken die Narcotica selbst, namentlich das Chloralhydrat, in grösseren Dosen durch ihre lähmende Wirkung auf das vasomotorische Centrum Erweiterung der Piagefässe, die dann im Moment des Todes einer plötzlichen Verengerung Platz zu machen pflegt. Die gesammte Blutmenge im Gehirn scheint, wie schon auf S. 326 angeführt wurde, nach den von Mosso mit seinem Plethysmographen ausgeführten Beobachtungen bei der Gehirnthätigkeit sowie beim Einschlafen zuzunehmen *).

Zeitlicher Verlauf der Gehirnfunctionen. Von grosser Wichtigkeit würde für das Verständniss der Functionen des Centralorgans eine eingehendere Kenntniss der Zeitverhältnisse dieser Functionen sein. Aus den fragmentarischen Untersuchungen, die in dieser Richtung vorliegen, und deren ausführlichere Erörterung der Psychologie anheimfällt, wollen wir nur die physiologisch bedeutungsvollsten Momente hervorheben. In §. 141 haben wir gefunden, dass die Dauer der Uebertragung von sensibeln auf notorische Faserenden innerhalb des Rückenmarks eine ziemliche Zeit beansprucht. Diese Uebertragungszeit ist nun noch bedeutend grösser innerhalb des Gehirns. Sie setzt sich aber hier, insoweit es sich um die bewussten Actionen des Centralorgans handelt, im allgemeinen zusammen 1) aus der Perceptionsdauer (Eintritt in das Bewusstsein), 2) aus der Apperceptionsdauer (Erfassung durch die Aufmerksamkeit) und 3) aus der Dauer des Willensimpulses. Sie zusammen mit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in dem zuleitenden Empfindungsnerven und in dem den Willensimpuls fortführenden Bewegungsnerven hat man bei zeitmessenden Beobachtungen als die physiologische Zeit oder die Reactionszeit bezeichnet. Wird der Willensimpuls mit der Hand registrirt, so beträgt diese Zeit im Mittel in Secunden:

Für Schalleindrücke	Lichteindrücke	Tasteindrücke	Beobachter
0,149	0,200	0,182	Hirsch
0,1505	0,2246	0,1546	Hankel
0,167	0,222	0,201	Wundt
0,136	0,150	0,133	Exner

Für Geschmacksreize haben v. Vintschgau und Hönigschmied im Mittel 0,15 — 0,23 Sec. gefunden. Es war aber hierbei die Reactionszeit an den umwallten Papillen kürzer als an der Zungenspitze, und sie war an den ersteren für verschiedenartige Geschmacksreize verschieden, am kürzesten für das Salzige, dann folgte das Süsse, Saure, Bittere. Mannigfache individuelle Unterschiede der Reactionszeit hat Exner constatirt, ebenso eine Abnahme derselben in Folge der Uebung. Die oben mitgetheilten Zahlen verschiedener Beobachter gelten für Sinnesreize von mittlerer Stärke. Die nähere Untersuchung zeigt nun aber, dass die physiologische Zeit sehr bedeutenden Veränderungen unterworfen ist mit wechselnder Intensität der Sinnesreize, Veränderungen, welche nur zum kleinsten Theil von den Schwankungen der Leitungsgeschwindigkeit in den peripherischen Nerven (S. 546) herrühren können, welche also zum grössten

*) Ecker, die Bewegungen des Gehirns und Rückenmarks, 1843. Donders, Schmidt's Jahrb. Bd. 68, 1851. Nothnagel, Virchow's Archiv Bd. 40. Riegel und Jolly, ebend. Bd. 52. Mosso, a. a. O.

Theil auf die Vorgänge im Centralorgane bezogen werden müssen. Bei den schwächsten Reizen, den Reizschwellen (§. 107), ist die physiologische Zeit nach meinen Beobachtungen annähernd gleich für die verschiedenen Sinne; sie nimmt dann in jedem Sinnesgebiet mit der Verstärkung der Eindrücke ab bis zu einer gewissen Grenze, von welcher an sie plötzlich wieder zunimmt. Man darf mit Wahrscheinlichkeit voraussetzen, dass jene Abnahme von einer Verkürzung des ersten Theils der physiologischen Zeit, der Apperceptionsdauer, herrührt, während die bei starken Reizen eintretende Zeitzunahme auf Rechnung einer Hemmung des Willensimpulses kommt: in ihren höheren Graden heisst diese Hemmung Schreck. Dagegen darf die durch Donders und Jaager nachgewiesene Thatsache, dass bei Eindrücken, deren Beschaffenheit zuvor gekannt ist, die physiologische Zeit im Vergleich mit Eindrücken von unbekannter Qualität verkürzt erscheint, wohl auf eine Verringerung der Apperceptionsdauer bezogen werden. Die nämlichen Beobachter fanden, dass überall, wo ein Unterscheidungsact vor der registrirenden Bewegung ausgeführt werden muss, die Reactionszeit zunimmt. Wenn man z. B. in einer Reihe von Versuchen die Anordnung so trifft, dass in unregelmässiger Folge bald ein rother, bald ein blauer Lichtblitz einwirkt, dass aber nur auf den ersteren, nicht auf den zweiten reagirt wird, so beobachtet man eine Verlängerung der Reactionszeit. J. v. Kries und F. Auerbach bestimmten in verschiedenen Fällen solcher Unterscheidung den Zuwachs, welchen die einfache Reactionszeit erfuhr. Sie fanden denselben

für	Localisation von Tastempfindungen . . . . . . (Unterscheidung verschiedener Stellen des Tastorgans)	0,021—0,036 Sec.
„	Erkennung starker Tastreize	0,022—0,061 „
„	„ schwacher „	0,053—0,105 „
„	Unterscheidung eines hohen Tones	0,019—0,049 „
„	„ „ tiefen „	0,034—0,054 „
„	„ von Ton und Geräusch	0,023—0,046 „
„	Localisation des Schalls (im günstigsten Fall) . . .	0,015—0,032 „
„	Farbenunterscheidung (roth und blau)	0,012—0,034 „
„	Unterscheidung der Richtung des Lichtes	0,011—0,017 „
„	„ der Entfernung der gesehenen Objecte	0,022—0,030 „

Von den Astronomen ist bereits bei ihren Beobachtungen festgestellt worden, dass erwartete Eindrücke schneller appercipirt werden, als unerwartete, plötzliche. Auf ein Minimum lässt sich, wie ich gefunden habe, die Reactionszeit bringen, wenn man Eindrücke gleicher Art in regelmässigen Perioden sich folgen lässt; bei einer gewissen Dauer dieser Perioden wird dann die physiologische Zeit negativ, d. h. der Eindruck wird registrirt, bevor er wirklich stattfindet. Je schneller die Eindrücke sich folgen, um so kleiner werden diese negativen Werthe, und bei einer bestimmten Schnelligkeit gehen sie in positive Werthe über. Das Centralorgan scheint hiernach auf einen erwarteten Eindruck so sich vorzubereiten, dass der Vorbereitungsact selbst, wenn er eine gewisse Intensität erreicht, zur Erregung wird; für das Anwachsen dieser vorbereitenden Erregung ist aber ein bestimmtes Minimum an Zeit erforderlich: bei einer gewissen Schnelligkeit in der Aufeinanderfolge der Eindrücke bedarf daher ein einzelner derselben einer ebenso grossen Zeit zu seiner Registrirung, wie ein

plötzlicher, unerwarteter Eindruck. Hiermit hängt wohl auch die weitere Thatsache zusammen, dass nach dem Vollzug einer jeden Sinnesperception eine gewisse Zeit verfliessen muss, bevor ein neuer Eindruck aufgefasst werden kann; bei schnellerer Aufeinanderfolge der Eindrücke fliessen diese dann in eine einzige Empfindung zusammen. Doch ist bei diesen Erscheinungen jedenfalls auch das Anwachsen der Erregung sowie ihre Nachwirkung von Einfluss. Jene kleinste Zwischenzeit beträgt

für das Ohr	das Auge	den Finger	Beobachter
0,0160	0,0470	0,0277	Mach
0,002—0,0075	0,044	—	Exner

Die Bevorzugung des Gehörs als zeitmessenden Sinns erhellt unmittelbar aus diesen Zahlen; durch die Nachdauer der Erregung ist offenbar der bedeutende Werth für das Auge bedingt. Eine Reihe hieran sich schliessender Untersuchungen von Mach, Vierordt u. A. über die Unterschiedsempfindlichkeit für Zeitgrössen müssen wir, da sie von ausschliesslich psychologischem Interesse sind, hier übergehen *).

Periodicität der Gehirnfunctionen. Wachen und Schlaf. Zahlreiche Functionen des thierischen Körpers zeigen eine periodische Regelmässigkeit: so die Herz- und Athembewegungen, der Gang der Körperwärme, die Absonderungsverhältnisse der Secretionsstoffe. Wo immer diese Periodicität sich auf ihre näheren Ursachen zurückverfolgen lässt, da zeigt es sich, dass sie in der periodischen Function der Nervencentren begründet ist, wie dies in Bezug auf die einfachsten jener periodischen Vorgänge, die Herz- und Athembewegungen, in §. 73 und 80 bereits ausführlich nachgewiesen wurde. Einer analogen Periodicität der Function, wie sie sich hier an einzelnen vom Nervensystem abhängigen Bewegungen darstellt, ist nun das gesammte Nervensystem in dem Wechsel von Wachen und Schlafen unterworfen, von dem einige der oben genannten periodischen Schwankungen, wie die der Körperwärme, der Absonderungen, zum grossen Theil abhängen. Physiologisch unterscheidet sich der Schlaf vom wachen Zustande dadurch, dass während seines Bestehens stärkere Reize erforderlich sind, um Reflexbewegungen oder bewusste Empfindungen und auf letztere erfolgende willkürliche Bewegungsreactionen auszulösen. Der Schwellenwerth des Reizes (S. 587) steigt also während des Schlafes. Dies beruht theils auf der Ermüdung der Nerven, welche die Intensität der dem Centralorgan zugeführten Reize abstumpft, hauptsächlich aber auf einer Abnahme der Reizbarkeit der Centralorgane. Die Festigkeit des Schlafes lässt sich ermitteln, indem man den Schwellenwerth des zum Erwachen erforderlichen Reizes (mit Hülfe von Schalleindrücken) bestimmt. So ergibt sich, dass der Schlaf sich anfangs rasch vertieft und schon innerhalb der ersten Stunde nach dem Einschlafen seine Maximaltiefe erreicht; von da an verflacht er sich zuerst schnell und dann immer langsamer, so dass er mehrere Stunden vor dem Erwachen fast unverändert in sehr geringer Tiefe verharrt. Durch äussere oder innere Reize kann seine Tiefe plötzlich verringert werden:

*) Mach, Wiener Sitzungsber. Bd. 51. Vierordt, der Zeitsinn 1868. Baxt, Pflüger's Archiv Bd. 4. Exner, ebend. Bd. 7 u. 11. v. Vintschgau u. Hönigschmied, ebend. Bd. 10 u. 14. J. v. Kries u. F. Auerbach, Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1877. Wundt, physiol. Psychologie Cap. 19.

solches hat dann aber stets eine Schwankung nach der entgegengesetzten Richtung, eine rasche Steigerung, zur Folge (Kohlschütter). Die übrigen Functionen, Puls, Athemfrequenz, Wärmebildung, Absonderungen, sind während des Schlafs im Allgemeinen verlangsamt, was auf eine Betheiligung des verlängerten Marks hinweist, ebenso wie die verminderte Reflexerregbarkeit auf eine solche des Rückenmarks. Nimmt man hierzu die Ermüdung auch der peripherischen Nerven, so kommt man zu dem Ergebniss, dass der Schlaf in der verminderten Reizempfänglichkeit des gesammten Nervensystems begründet ist, dass er also keineswegs etwa in einem einzelnen Centralorgane, wie im grossen Gehirne, seinen Sitz hat. Während sich aber die Erregbarkeit des Nervensystems gegen äussere Reize vermindert, bleiben gewisse innere Reize, namentlich jene, die vom Blut ausgehen, fortwährend in Wirkung: unter ihrem Einflusse dauern die Herz- und Athembewegungen, die Secretionen u. s. w. fort; im grossen Gehirn erzeugen solche innere Reize, wenn sie zu einer gewissen Intensität anwachsen, Phantasievorstellungen, die sich zum Traume verweben. Als die normale Ursache des Schlafes werden wir den im wachen Zustand stattgehabten Kräfteverbrauch anzusehen haben, der eine neue Ansammlung von Spannkräften während einer länger andauernden Ruhe erforderlich macht. Dass dabei specielle Zersetzungsproducte des Stoffwechsels eine Rolle spielen, wie Preyer, gestützt auf die von ihm beobachtete schlafmachende Wirkung der Injection milchsaurer Salze annimmt, ist immerhin sehr zweifelhaft, da der Schlaf auch in solchen Fällen sich einstellt, wo eine grössere Ermüdung des centralen Nervensystems nicht vorhanden ist, falls nur die übrigen Bedingungen, welche den Schlaf begünstigen, stattfinden, während, wo diese Bedingungen hinwegfallen, umgekehrt der wache Zustand trotz der stattfindenden Ermüdung andauern kann. Jene Bedingungen bestehen aber vorzugsweise in dem Abschluss der Sinnesorgane von äusseren Reizen. Durch diese kann, wie Heubel bemerkt hat, bei Thieren willkürlich zu jeder Zeit Schlaf herbeigeführt werden. So fallen z. B. Frösche in Schlaf, wenn man sie mit sanfter Gewalt eine Zeit lang in der Rückenlage festhält und zugleich jedes äussere Geräusch möglichst vermeidet. Dieser Schlaf tritt auch dann noch ein, wenn das grosse Gehirn entfernt ist, er ist daher von den höheren psychischen Functionen unabhängig. So ist denn überhaupt wohl anzunehmen, dass auch die niedrigeren Centraltheile am Schlafe theilnehmen, und die Reflexe, die man z. B. durch Hautreize im Schlafe beobachtet, würden hiernach als ein vorübergehendes partielles Erwachen solcher Centraltheile zu betrachten sein. Wahrscheinlich beruhen die hypnotischen Zustände, die durch sanftes Streichen der Haut (s. g. magnetische Curen), längeres Festhalten in einer bestimmten Lage beim Menschen und nach Czermak auch bei Thieren hervorgebracht werden können, auf der nämlichen Ursache. Nach den Beobachtungen Czermak's scheint dabei die längere Andauer eines und desselben Sinneseindrucks (z. B. eines bestimmten Gesichtsobjectes) den Eintritt des Schlafes ebenfalls zu begünstigen, vielleicht weil dieselbe in ihrer Wirkung schliesslich dem Mangel eines Sinneseindruckes äquivalent ist. Ueber die Verhältnisse der einzelnen Functionen im Schlaf vgl. die betreffenden Capitel der spec. Physiologie, namentlich S. 404, 445 und 485 *).

---

*) Kohlschütter, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R., Bd. 17 u. 34. Pflüger, in seinem Archiv Bd. 10. Czermak, ebend. Bd. 7. Heubel, ebend. Bd. 14. Preyer, die Ursache des Schlafes, 1876.

§. 144. Functionen der Rückenmarks- und Hirnnerven.

Die Rückenmarksnerven sind, nachdem sich ihre vordere und hintere Wurzel (S. 754) vereinigt haben, in ihrem weiteren Verlaufe sowohl sensibel als motorisch. Ausserdem führen sie vasomotorische Fasern für den grössten Theil der Arterien des Körpers (S. 351), aus den Cervical- und oberen Brustnerven treten Beschleunigungsfasern zum Herzen (S. 341), aus den Brust- und Lendennerven hemmende und vielleicht auch beschleunigende Fasern zum Darme (S. 200), aus den Lenden- und Sacralnerven motorische Fasern zum Uterus (§. 149), endlich empfangen die Drüsen des Verdauungs- und Urogenitalapparats wahrscheinlich secretorische Fasern aus dem Rückenmark. Alle diese bei den vegetativen Functionen mitwirkenden Fasern verlaufen zum Theil in den Bahnen des Sympathicus. Die hier einschlagenden Nervenwirkungen sind bereits bei den einzelnen Functionen erörtert worden, über die Ausbreitung der sensibeln und motorischen Nerven aber sind die Angaben der Anatomie zu vergleichen.

In den Hirnnerven bleiben zum Theil die sensibeln und motorischen Fasern ungemischt bis zu ihrer peripherischen Ausbreitung, zum Theil vermischen sich dieselben, ähnlich wie bei den Rückenmarksnerven, schon nahe ihrem Ursprung aus dem Gehirn, man unterscheidet daher hier sensible, motorische und gemischte Nerven. Rein sensibel sind die drei höheren Sinnesnerven (1ter, 2ter und 8ter), rein motorisch die drei Augenmuskelnerven und der Zungenfleischnerv (3ter, 4ter, 6ter und 12ter), gemischt alle übrigen Hirnnerven (5ter, 7ter, 9ter und 10ter mit 11tem Hirnnerven). Auch die Functionen der einzelnen Hirnnerven haben wir bereits in den früheren Abschnitten dieses Lehrbuchs besprochen und können uns daher auf einige recapitulirende Bemerkungen beschränken.

1) Olfactorius. Seine Function besteht ausschliesslich in der Leitung der Geruchseindrücke (§. 133); ob bei ihm auch die allgemeinen Nervenreize (§. 96) Geruchsempfindung vermitteln, ist noch nicht nachgewiesen. Die bei jungen Thieren leicht auszuführende Durchschneidung der bulbi olfactorii hebt die Geruchsperception auf (Biffi) *).

2) Opticus. Seine Reizung durch Lichteindrücke (§. 119), sowie durch mechanische, elektrische Reize (§. 120) bewirkt Lichtempfindung, ausserdem reflectorische Erregung der Oculomotoriusfasern zur Pupille (S. 631) und zu den Augenmuskeln.

3) Oculomotorius. Er versorgt alle Muskeln des Augapfels mit Ausnahme des Rectus ext. und des Obliquus sup., den Heber des Augenlids, bei Säugethieren auch den Retractor bulbi, und den Sphincter der Pupille nebst dem Tensor chorioideae. Er ist also der Hauptnerv für die Augenbewegungen (§. 125), sowie für die Accommodation und Adaptation

*) Schiff, Lehrb. der Physiol.

des Auges (§. 115). Seine Lähmung bewirkt Herabfallen des Augenlids (Ptosis), Schielen nach auswärts mit Raddrehung nach innen (durch überwiegende Wirkung des Abducens und Trochlearis), Erweiterung und Unempfindlichkeit der Pupille mit ständiger Accommodation für die Ferne.

4) Trochlearis, der motorische Nerv für den Obliquus superior; seine Lähmung bewirkt Raddrehung nach aussen.

5) Trigeminus. Er besteht aus einer grössern sensibeln Portion (mit dem Ganglion Gasseri) und einer kleineren motorischen. Durch die erstere vermittelt er die Empfindung am grössten Theil des Kopfes und an der Conjunctiva des Auges, durch die letztere die Kaubewegungen (§. 44), die Anspannung des Trommelfells (S. 708) und mit dem Oculomotorius die Verengerung der Pupille (S. 631), endlich verlaufen in ihm vasomotorische und secretorische Fasern. Letztere, die sich zur Thränendrüse und den Speicheldrüsen begeben, stammen aber ursprünglich aus dem Facialis, die zur Parotis vielleicht aus dem Glossopharyngeus (S. 210). Lähmung des Trigeminus bewirkt Anästhesie der Kopfhaut und Paralyse der Kaumuskeln. Seine Durchschneidung in der Schädelhöhle hat Entzündung und endliche Zerstörung des Augapfels zur Folge. Ursache dieser Veränderungen ist wahrscheinlich zum Theil die Gefühllosigkeit der Conjunctiva, durch welche das Auge gegen äussere Empfindungsreize weniger geschützt ist, daher das Auge erhalten bleiben kann, wenn man es durch eine andere empfindende Fläche, z. B. durch das vorgenähte Ohr, schützt (Snellen). Aber da auch in diesen Fällen später die Entzündung und schliesslich der Verlust des Auges einzutreten pflegt, so ist zu vermuthen, dass an dieser Erscheinung gleichzeitig die Lähmung der vasomotorischen Fasern des Trigeminus betheiligt ist, welche neuroparalytische Hyperämie und endlich Entzündung des Auges hervorbringt; hiefür spricht namentlich der Umstand, dass dieser Erfolg auch dann eintritt, wenn die Durchschneidung möglichst auf die motorische Portion des Nerven beschränkt geblieben ist (Schiff) *).

6) Abducens, der motorische Nerv für den Rectus externus; seine Lähmung bewirkt Schielen nach innen.

7) Facialis. Er ist jedenfalls zum grössten Theil motorisch, vielleicht ist die kleine, gemeinschaftlich mit dem Hörnerven entspringende Wurzel sensibel, die Sensibilität seines Stammes rührt aber von beigemischten Zweigen des Trigeminus her. Der Facialis versorgt alle Gesichtsmuskeln, die Muskeln des äussern Ohrs, den Platysma myoides, den Gaumenheber, den Stylohyoideus, Digastricus, endlich den Stapedius, und sendet ausserdem secretorische Fasern zu den Speicheldrüsen (§. 47). Lähmung des Nerven bewirkt Verziehung des Gesichts nach der nicht gelähmten,

---

*) Snellen, Diss. Utrecht, 1858. Schiff, a. a. O., Unters. zur Physiol. des Nervensystems, 1855.

Stocken der Speichelabsonderung und Erschwerung des Kaugeschäftes auf der gelähmten Seite.

8) Acusticus. Seine Erregung durch Schallwellen oder andere Reize bewirkt Schallempfindung (§. 131); durch seine Ausbreitung im Bogenlabyrinth vermittelt er vielleicht die Gleichgewichtsempfindungen (S. 782).

9) Glossopharyngeus. Vorzugsweise sensibel, ist er entweder der einzige oder (falls noch der Trigeminus Geschmacksfasern enthält) jedenfalls der wichtigste Geschmacksnerv (§. 134); ausserdem vermittelt er Tastempfindungen an der Zungenwurzel und am weichen Gaumen, Reizung dieser Fasern bewirkt reflectorisch Schlingbewegungen (S. 197). Auch durch einige motorische Fäden (zum Gaumenheber, Rachenschnürer und Stylopharyngeus) betheiligt er sich am Schlingact.

10) und 11) Vagus und Accessorius. Beide bilden zusammen einen gemischten Nerven, als dessen sensible Wurzel der Vagus, als dessen motorische der Accessorius zu betrachten ist. Die sensibeln Fasern gehen zum äussern Ohr, zu Schlund und Kehlkopf, Luftröhre, Lungen, Speiseröhre, Herz, Magen und Leber; secretorische Fasern zu den beiden letzteren Organen sind nicht nachgewiesen. Ausser der Empfindung in den betreffenden Theilen vermitteln die centripetal verlaufenden Fasern Hemmungsreflexe für die Herzbewegungen (S. 342), die Contraction der Arterien (S. 352), die Inspiration (S. 413), Erregungsreflexe für die Pression der Gefässe (letztere durch die sensibeln Fasern oberhalb des Depressorursprungs, also namentlich den Auricularis und Laryngeus sup.), die Inspiration und Exspiration. Die motorischen Fasern des Vago-Accessorius gehen zu den Muskeln des Gaumens, Schlund- und Kehlkopfs, zum Magen, Darm (S. 199 u. 200); ausserdem verlaufen in centrifugaler Richtung Hemmungsfasern für die Herzbewegungen (S. 341). Die Erscheinungen, welche die Reizung oder Durchschneidung des Vago-Accessorius verursacht, setzen sich somit wesentlich aus den Wirkungen auf die Bewegungen des Digestionscanals, des Herzens und der Respirationsmuskeln zusammen (vgl. §. 43, 44, 73, 80). Diejenigen Störungen, welche die Lähmung der motorischen und der centrifugal leitenden Hemmungsfasern bewirkt, können auch durch isolirte Durchschneidung des Accessorius (oder durch Ausreissen seiner Wurzeln aus dem Hinterhauptsloch) hervorgebracht werden. Die Lähmung beider Vago-Accessorii führt den Tod hauptsächlich in Folge der eintretenden Respirationsstörungen herbei, unter eigenthümlichen pathologischen Veränderungen der Lungen (S. 420).

12) Hypoglossus. Er ist der motorische Nerv für die Zungenmuskeln, ist also betheiligt an den Kaubewegungen (S. 196), ausserdem wesentlichster Nerv für die Bildung der Sprachlaute.

§. 145. Functionen des Sympathicus.

Der Sympathicus bildet ein System von Ganglienzellen und Nervenfasern, welches mit dem Hirn und Rückenmark anatomisch und physio-

logisch in vielfacher Verbindung steht. Die Nervenfasern des Sympathicus gehören in der Regel der schmäleren Kategorie an, und seine Nervenzellen zeigen vielfach einen eigenthümlichen Bau (S. 498, Fig. 79 C), doch lässt sich noch nicht mit Sicherheit entscheiden, ob diese Unterscheidungsmerkmale überall zutreffen, ob also namentlich alle breiteren Fasern, die im Gebiet des Sympathicus vorkommen, als vom Cerebrospinalsystem herstammend zu betrachten sind. Von dem letzteren lässt sich der Sympathicus physiologisch wie anatomisch nicht scharf sondern. Indem man alle ausserhalb des Cerebrospinalorgans vorkommenden Anhäufungen grauer Substanz mit Ausnahme derjenigen Ganglienzellen, die sich in den peripherischen Sinnesapparaten vorfinden, als die Centralpunkte des Sympathicus betrachtet, ist man zu der Annahme berechtigt, dass 1) alle von sympathischen Ganglien ausgehenden Functionen, die noch erhalten bleiben, nachdem die Verbindungsnerven mit dem Cerebrospinalorgan getrennt sind, als selbständige Functionen des Sympathicus gelten müssen, dass dagegen 2) alle jene Functionen sympathischer Nerven, welche mit der Trennung vom Cerebrospinalorgan aufhören, aufzufassen sind entweder a) als cerebrospinale Functionen, d. h. als solche, die unmittelbar durch beigemengte Cerebrospinalnervenfasern vermittelt werden, oder b) als abhängige Functionen des Sympathicus, d. h. als solche, die durch ein Zusammenwirken sympathischer und cerebrospinaler Elemente zu Stande kommen. Selbstverständlich fallen die unter a bezeichneten Leistungen hier gar nicht in Rücksicht, doch ist es eben wegen der innigen Verbindung des Sympathicus mit dem cerebrospinalen System häufig nicht zu entscheiden, ob eine Erscheinung, die im Gebiet sympathischer Nerven beobachtet wird, durch Zusammenwirken cerebrospinaler und sympathischer Elemente vermittelt oder bloss durch die Beimengung cerebrospinaler Fasern verursacht ist.

1) Selbständige Functionen sympathischer Nerven. Nur in wenigen Fällen ist bis jetzt von Theilen des sympathischen Nervensystems aus nach Abtrennung derselben vom Cerebrospinalorgan eine Fortdauer centraler Functionen beobachtet worden. Die wichtigste hierher gehörige Erscheinung ist die fortdauernde Innervation des ausgeschnittenen Herzens. Eine ähnliche relative Selbständigkeit wie die in der Herzsubstanz gelagerten Ganglien besitzen wahrscheinlich die Ganglien des Darms, der Gefässe, des Uterus u. s. w. Nach Durchschneidung des Halssympathicus erweitern sich zwar die Ohrarterien beim Kaninchen, erfahren aber fortan abwechselnde Veränderungen ihres Lumens (Rossbach). Man hat in diesen Fällen, namentlich beim Herzen, meistens eine automatische Innervation von Ganglienzellen aus angenommen; doch lassen sich viele Erscheinungen ebensowohl als Reflexe erklären: eine definitive Entscheidung dieser Frage lässt sich, ehe wir die betreffenden Innervationsvorgänge genauer kennen, nicht erwarten. Bernard erwähnt als ein Beispiel von Reflex im Gebiete des Sympathicus, dass nach Durchschneidung des nervus lin-

gualis noch auf Reizung der Mundschleimhaut Absonderung der Submaxillardrüse eintritt, durch Reflex im Submaxillarganglion.

2) Abhängige Functionen des Sympathicus. Die oben angeführten Beispiele selbständiger Leistung des Sympathicus sind sämmtlich Bedingungen entnommen, die den im lebenden Organismus bestehenden nicht völlig entsprechen: in diesem existiren nirgends sympathische Ganglien, die ausser Verbindung gesetzt wären mit dem Cerebrospinalorgan. Es ist daher zu erwarten, dass die aufgeführten Erscheinungen rein sympathischer Innervation durch die in den cerebrospinalen Verbindungszweigen zugeführten Erregungen modificirt werden, ausserdem aber können durch die Einwirkung der letzteren auf sympathische Centren möglicher Weise in diesen überhaupt erst Innervationsvorgänge ausgelöst werden. Unter die erstere Kategorie gehört ohne Zweifel die grössere Zahl sympathischer Nervenwirkungen: ausführlicher haben wir ein derartiges Beispiel des Einwirkens cerebrospinaler auf selbständig sympathische Innervation beim Herzen erörtert, und bei einer grossen Zahl anderer Vorgänge, wie bei der Bewegung des Darms, der Iris, der Gefässe, bei den Drüsenabsonderungen, scheinen ähnliche Verhältnisse obzuwalten, wie dies aus den einzelnen in der Physiologie der Ernährung aufgeführten Thatsachen erhellt. Die cerebrospinale Innervation scheint auf sympathische Centren in doppelter Weise wirken zu können: theils indem sie in diesen in kurzer Zeit gleichsam eine Erregung anhäuft, die dann von den sympathischen Centren aus über eine längere Zeit vertheilt in die von ihnen innervirten Organe abfliesst, theils indem sie in den sympathischen Centren Vorgänge hervorruft, durch welche diese auf die bestehende Erregung eines Muskels oder einer Drüse hemmend einwirken. So hat z. B. nur der unter Mitwirkung sympathischer Centren innervirte Muskel die Eigenschaft auf rasch vorübergehende Erregung durch länger dauernde Contractionen zu antworten, wie dies die Herz-, Gefäss- und Darmbewegungen zeigen. Ebenso aber kennen wir kein Beispiel von Hemmungsinnervation, die ohne Zwischenschiebung grauer Substanz zu Stande käme: hemmende Vorrichtungen existiren daher theils innerhalb des Cerebrospinalorgans (man denke an die Athmungshemmungen, §. 80, die Reflexhemmung, §. 141), theils aber in den Ganglien des Sympathicus. Auch den in centripetaler Richtung auf sie fortgepflanzten Erregungen scheinen die sympathischen Nervenzellen Widerstände entgegenzusetzen: so beobachten wir, dass schwächere Reize, die z. B. auf den Darm oder auf andere vom Sympathicus versorgte Theile wirken, gar keine Empfindung verursachen; erst wenn der Reiz eine grosse Intensität erreicht, scheint die Erregung die Hemmungsstation der Ganglienzellen passiren zu können, um nun mehr oder weniger heftige Schmerzempfindungen zu bewirken, die aber stets nur unvollkommen localisirt werden. Die Bedeutung des sympathischen Nervengeflechts dürfte sonach wesentlich darin bestehen, dass seine einzelnen Theile als die Adnexa solcher Organe erscheinen, für welche besondere Vorrichtungen entweder zur Vertheilung der Erregungen

über eine grössere Zeit oder zur Hemmung gewisser Vorgänge erforderlich sind. Diese beiden Functionen sind aber keine specifischen Attribute der sympathischen Ganglien. Wie sich Hemmungsvorrichtungen innerhalb des Cerebrospinalorgans vorfinden, so hat auch in diesem die graue Substanz vielfach die Eigenschaft, die Dauer der Erregungen zu vergrössern: im höchsten Maass scheint diese Eigenschaft den Centralgebieten des grossen Gehirns verliehen zu sein.

Lange Zeit ist unter den Physiologen die Frage discutirt worden, ob der Sympathicus ein Nervensystem für sich bilde, oder ob er nur ein Geflecht cerebrospinaler Nerven sei. Bidder und Volkmann entschieden sich auf Grund anatomischer Untersuchungen für die Selbständigkeit des Sympathicus, die schmalen Nervenfasern sahen sie als die specifisch sympathischen, die breiteren als cerebrospinale an, eine Unterscheidung, die zwar im allgemeinen zutrifft, sich aber im einzelnen, wie Kölliker nachwies, nicht durchweg bestätigt. Ein weiteres sinnreiches Mittel, die Frage auf anatomischem Wege zu lösen, hat ebensowenig zu einem sichern Ergebnisse geführt. Man durchschnitt nämlich nach dem Vorgang von Budge und Waller die Verbindungsäste zwischen den Spinalnerven und dem Sympathicus. Jeder durchschnittene Nerv atrophirt dann unter den Erscheinungen der Verfettung auf derjenigen Seite des Durchschnitts, die vom Ursprungspunkt des Nerven getrennt ist (S. 529). Es atrophiren also nach jenem Versuch im peripherischen Stumpf alle Fasern, die aus dem Rückenmark entspringen, während die in den Ganglien des Sympathicus selbst wurzelnden erhalten bleiben. Man findet nun zwar immer einige Fasern atrophirt und andere, wie es scheint die Mehrzahl, erhalten. Dennoch bleibt hiergegen stets der Einwand, die Ganglien seien zwar Ernährungscentren aber keine Innervationscentren. Wir finden uns daher schliesslich auf die physiologische Untersuchung angewiesen, die in der That auch allein diese Frage zu entscheiden vermag. Hier scheint uns nun dieselbe durch die oben erörterten Thatsachen in dem Sinne entschieden zu sein, dass der Sympathicus vermöge seiner Durchsetzung mit Ganglien zwar bis zu einem gewissen Grade selbständiger Leistungen fähig ist, dass er aber zugleich abhängig ist von andern Theilen des Nervensystems, ähnlich wie z. B. das Rückenmark, oder wie überhaupt jede mit grauer Substanz durchsetzte Provinz des Nervensystems *).

Im Einzelnen lässt sich das ganze System des Sympathicus in folgende Innervationsgebiete trennen:

1) Selbständige sympathische Innervationscentren. Die wichtigsten liegen im Herzen (S. 385), in der Wand der Arterien (S. 350) und des Digestionscanals (S. 200).

2) Halstheil des Grenzstrangs. Er führt centrifugal beschleunigende Fasern für das Herz, die theils erst zum untersten Halsganglion

*) Bidder und Volkmann, die Selbständigkeit des sympathischen Nervensystems, 1842. Bernard, leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux, t. II. Budge, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 3. Schiff, Archiv f. physiol. Heilkunde, Bd. 9. Küttner, Diss. 1854. Rossbach, Würzburger Verh., Bd. 6.

herzutreten, theils wahrscheinlich schon im Halsstamm gelegen sind (S. 341), pressorische Fasern zu den Arterien der entsprechenden Kopfhälfte (S. 351) und zum Dilatator der Pupille (S. 631), secretorische Fasern zu den Speicheldrüsen (S. 208). Centripetal führt er Fasern, welche Reflexe auf die Hemmungsnerven des Herzens auslösen (S. 342), sowie vielleicht Reflexfasern für die aus dem gangl. linguale hervorkommenden Secretionsnerven (s. oben S. 799).

3) Brusttheil des Grenzstrangs. Er führt centrifugal Beschleunigungsfasern zum Herzen, welche in das oberste Brustganglion eintreten (S. 341), Hemmungs- und wahrscheinlich auch Beschleunigungsfasern für den Darm (im Splanchnicus, S. 200), pressorische Fasern für die Unterleibsgefässe. centripetal Hemmungsfasern für das Herz (S. 342).

4) Der Bauchtheil des Grenzstrangs hat ebenfalls vasomotorische Wirkungen, ausserdem führt er erregende Fasern für die Bewegungen des Darms, der Blase, des Uterus.

Dritter Abschnitt.

Physiologie der Zeugung und Entwicklung.

Die specielle Generationslehre zerfällt in die Physiologie der Zeugungsverrichtungen und in die Physiologie der embryonalen Functionen. Die erstere hat die Reifung und Loslösung der Zeugungsgroducte sowie die Acte zu schildern, welche die zur Befruchtung erforderliche Begegnung von Ei und Samen vermitteln; sie hat ferner den Zustand des mütterlichen Organismus während der Entwicklung der Frucht und die Ausstossung derselben nach vollendeter Entwicklung darzustellen. Die Physiologie der embryonalen Functionen beschäftigt sich mit den Functionen des werdenden Organismus während seiner Entwicklung, sie schildert insbesondere die wichtigsten functionellen Unterschiede des Embryo von dem ausgebildeten Organismus. Die eigentliche Entwicklungsgeschichte bildet als Beschreibung der auf einander folgenden Entwicklungszustände einen Theil der Anatomie. Wir beschränken uns desshalb darauf, die Entwicklungserscheinungen, nur so weit es zum Verständniss der physiologischen Erörterung erfordert wird, übersichtlich vorzuführen, ähnlich wie dies auch in den früheren Abschnitten in Bezug auf die anatomischen Vorbegriffe geschehen ist. Einer wirklich physiologischen Erforschung ist die Folge der Entwicklungszustände bis jetzt grossentheils unzugänglich gewesen; so weit Anhaltspunkte dafür vorliegen, haben wir sie in der allgemeinen Physiologie verzeichnet.

I. Die Zeugungsverrichtungen.

§. 146. Bau der Zeugungsorgane.

Bei beiden Geschlechtern zerfällt das ganze System der Sexualorgane in die Keimdrüse, in die Leitungswege der Geschlechtsproducte und in die Anhangsapparate dieser Leitungswege, die Begattungsorgane.

Die Keimdrüse des Weibes, der Eierstock, hat den Bau einer folliculären Drüse. Er besteht aus einem ziemlich festen, fibrösen Gewebe, zwischen dem sich einzelne Bälge (follicula Graafiana) befinden. Die kleinsten dieser Bälge sind nur mikroskopisch sichtbar, die grössten messen bis zu 6 Mm. Ein jeder Balg besteht 1) aus einer äusseren faserigen Zellgewebsschichte, 2) aus einer weichen, gefässreichen Eigenmembran (ovisaccus nach Barry) und 3) aus einem die Innenfläche auskleidenden körnigen Epithel, das man als Körnermembran (membrana granulosa) bezeichnet. Der Balg ist erfüllt mit einer ziemlich klaren Flüssigkeit, in der sich Eiweisskörnchen und Fetttröpfchen suspendirt finden. An einer bestimmten Stelle der Körnermembran sind die Epithelkörner stärker angehäuft und umgeben hier das Eichen, das die Beschaffenheit des in §. 37 (S. 170) im Allgemeinen beschriebenen Säugethiereies besitzt.

Die Keimdrüse des Mannes, der Hoden, hat den Bau einer tubulösen Drüse. Er besteht aus einer Menge von Röhren, den s. g. Samencanälchen, deren jedes blind endigt, gegen die Oberfläche knäuelförmig verschlungen ist, mehrfach sich theilt und, indem es durch eine von dem Highmore'schen Körper ausgehende bindegewebige Scheidewand umhüllt wird, ein Hodenläppchen ausmacht. Im Maschenwerk des Highmore'schen Körpers fliessen die Canälchen in eine kleinere Anzahl zusammen, treten in den Nebenhoden ein, in welchem sie geschlängelt verlaufen, und aus welchem sie in den Samenleiter zusammenmünden. Jedes Samencanälchen besteht aus einer äussern Bindegewebsschichte, aus einer structurlosen Eigenmembran und aus einer einfachen Epithellage polygonaler Plättchen. Vor dem Eintritt der Geschlechtsreife ist das Lumen des Samenröhrchens mit kleinen hellen Zellen erfüllt, welche den wandständigen ziemlich gleichen, nur eine sphärischere Form besitzen. Indem diese Zellen sich vergrössern, werden sie zu den Keimzellen der Samenelemente. Die Keimzelle entspricht dem Ei. Sie geht zunächst eine Umwandlung ein, welche dem Furchungsprocess des befruchteten Eies ähnlich ist. Es bilden sich nämlich in ihr Tochterzellen. In diesen verschwindet bald der Kern, sie werden oval und lassen an ihrem einen Ende einen fadenförmigen Fortsatz hervorwachsen: die Zelle selbst wird so zum Kopf, das ausgewachsene Stück zum Schweif des Samenkörperchens. Die fertigen Samenkörperchen (Fig. 20 S. 171)

liegen zunächst eingerollt in der Samenzelle. Sie werden frei, indem sie sich strecken, und indem so Kopf und Schweif gleichzeitig die Membran der Samenzelle durchbohren (Kölliker).

Pflüger hat die früher schon von Valentin ausgesprochene Ansicht, dass der Eierstock gleich dem Hoden ursprünglich eine tubulöse Drüse sei, durch ausführliche Untersuchungen begründet. Nach ihm besteht der Eierstock immer aus Röhren, deren Lumen nur an den meisten Stellen zu verschwinden pflegt: die Follikel sind die zurückbleibenden und beträchtlich wachsenden Erweiterungen dieser Röhren. Von früh an machen sich zwei Arten von Zellen in den Eischläuchen bemerklich, deren eine später die membrana granulosa bilden, während die andern, die beträchtlich wachsen und häufig spontane Bewegungen zeigen, zu Eiern werden. Von Waldeyer wurde dann nachgewiesen, dass die Eischläuche Pflüger's der Keimanlage des Eierstocks angehören, die aber dann von einem bindgewebigen Stroma durchwachsen wird. Diese Durchwachsung erst schnürt nach W. die Eischläuche ab, welche daher im fötalen Ovarium, wie auch Bischoff, Henle u. A. angeben, ursprünglich nicht vorhanden sind. Jene Keimanlage des Ovariums, aus welcher die Eier und die ihnen morphologisch gleichwerthigen Granulosazellen hervorgehen, schliesst sich unmittelbar an das Peritonealepithel an, das anderseits auch in die offenen Mündungen der Tuben übergeht. Demnach erscheint nach Waldeyer's Auffassung die Peritonealhöhle nicht bloss, gleich allen serösen Säcken, als ein grosser Lymphbehälter, sondern zugleich als eine Erweiterung des weiblichen Genitalapparats*).

Die Leitungswege der Zeugungsproducte zerfallen beim Weibe in die drei Abtheilungen: Eileiter, Uterus und Scheide. Jede dieser Abtheilungen besteht aus einem serösen und bindegewebigen Ueberzug, aus einer Muskellage und aus einer Drüsen führenden Schleimhaut. Muskellage und Schleimhaut sind am beträchtlichsten am Uterus, dem Behälter des Eies während seiner Entwicklung. Die contractilen Faserzellen sind am Körper und Grund des Uterus in den verschiedensten Richtungen angeordnet, an seinem Ausgang, dem Muttermund, bilden sie eine kreisförmige Lage (den sphincter uteri). Die schlauchförmigen Uterindrüsen stehen dicht gedrängt in der Schleimhaut und münden auf ihr mit feinen Oeffnungen. Am Eingang der Scheide, in die sich das Secret theils der in ihrer eigenen Schleimhaut befindlichen Schleimdrüsen, theils der Bartholini'schen Drüsen ergiesst, befindet sich die Clitoris (der Kitzler), das Analogon des männlichen Penis und wie dieser aus einem Schwellgewebe bestehend. Der Eingang zu den Leitungswegen wird verdeckt durch die grossen und kleinen Schamlippen. Beim Manne sind die Leitungswege die beiden Samenleiter. Diese verhalten sich wie einfache Drüsenausführungsgänge, sie sind nicht getrennt von ihren Drüsen wie die Eileiter, und sie zeigen keine muskulösen und drüsenreichen Erweiterungen. Dagegen

*) Pflüger, über die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen, 1862. Waldeyer, Eierstock und Ei, 1870. Kölliker, Gewebelehre, 5. Aufl.

ist ihnen eine grössere Zahl accessorischer Drüsen beigegeben, nämlich die Samenblasen, die Vorsteherdrüsen, die Vorsteherdrüsenbläschen und die den Bartholini'schen Drüsen des Weibes entsprechenden Cowper'schen Drüsen. Die Samenausführungsgänge münden im hintern von der Vorsteherdrüse umgebenen Theil der Harnröhre unmittelbar vor einem Vorsprung, dem sog. Samenhügel. Die Ueberführung des Samens in die weiblichen Geschlechtswerkzeuge wird vermittelt durch das die Harnröhre umgebende erectile Organ, die Ruthe (penis). Die Ruthe besteht aus drei Schwellkörpern (den zwei corpora cavernosa penis und dem corp. cav. urethrae), deren unterer, der Harnröhrenschwellkörper, an seinem vordern Ende die oberen, die Ruthenschwellkörper, überragt, indem er hier in eine kegelförmige Verdickung, die Eichel, ausläuft. Jeder Schwellkörper besteht aus einem von einer Faserhaut umschlossenen Netzwerk sich durchkreuzender Balken eines festen fibrösen mit glatten Muskelfasern untermengten Gewebes. Es wird so ein Maschenwerk mit einander communicirender Hohlräume gebildet, welche von venösem Blute erfüllt sind. In den Wurzeln der Schwellkörper befinden sich rankenartig gewundene Arterien, welche plötzlich in feine Reiser sich auflösen, die in den Venensinus endigen. Von diesen Arterien aus werden die Venenräume mehr oder weniger gefüllt, je nachdem die Muskelfasern des Balkennetzes erschlaffen oder sich contrahiren. Von dieser Eigenthümlichkeit der Circulation in den Schwellkörpern sind, wie wir unten sehen werden, die Erscheinungen der Erection und Erschlaffung des Penis abhängig.

§. 147. **Reifung und Lösung der Geschlechtsproducte.**

Die Reifung der Geschlechtsproducte, der Eier und Samenelemente bezeichnet die Zeit, in welcher der Organismus zur geschlechtlichen Vermehrung befähigt wird. Man bezeichnet diese Zeit als die Pubertät oder Geschlechtsreife. Die Pubertät des Knaben fällt zwischen das 15. und 18., die des Mädchens zwischen das 14. und 15. Lebensjahr. Nach einer gewissen Zeit verschwindet die Zeugungsfähigkeit wieder, beim Weib zwischen dem 45. und 50., beim Manne meistens erst zwischen dem 60. und 70. Lebensjahr.

Von der Zeit der Pubertät an wiederholt sich die Reifung und der Austritt der Zeugungsproducte regelmässig zu bestimmten Zeiten. Diese Periodicität ist im Allgemeinen schärfer ausgesprochen bei den weiblichen Thieren; bei vielen Säugethieren und beim Menschen ist sie in Bezug auf das männliche Geschlecht gänzlich verwischt, wenn gleich auch hier Ab- und Zunahmen in der Thätigkeit der Geschlechtsdrüsen sich finden. Man bezeichnet die Reihe von Erscheinungen, von welchen die spontane Lösung der Zeugungsproducte begleitet ist, bei den Thieren als Brunst, beim menschlichen Weibe als Menstruation. Die Erscheinungen der Brunst und Menstruation sind theils innere, theils äussere. Die inneren Ver-

änderungen betreffen hauptsächlich die Keimdrüsen. Die Samencanälchen des Hodens dehnen sich bei herannahender Brunst aus, die ihren Inhalt bildenden Zellen erweitern sich zu den Keimzellen der Samenelemente. Aehnlich schwellen die Eierstöcke an. Die zuvor noch kleinen Eier reifen allmälig, die Follikel, welche diese reifenden Eier enthalten, vergrössern sich und treten wahrscheinlich in Folge des Drucks, welchen die in ihnen sich ansammelnde Flüssigkeit ausübt, an die Oberfläche des Eierstocks. Ist das Ei vollständig reif, so platzt der Follikel, und das Ei fällt in den Eileiter. Nach dem Bersten des Follikels ziehen sich dessen elastische Wände stark zusammen, hauptsächlich hierdurch tritt das Ei aus. Immer bezeichnet der Austritt eines oder mehrerer Eier den Höhepunkt der Brunst oder Menstruation. Sogleich nachher beginnt der Eierstock wieder abzuschwellen. Der geplatzte Follikel heilt allmälig durch eine Art Granulationsprocess und bildet im Verlauf desselben den sogenannten gelben Körper (corpus luteum). Die Wandung des Follikels schwillt an und bedeckt sich an ihrer Innenfläche mit Granulationen, die, wenn sie stark sind, als zottenförmige Erhabenheiten hervorragen. Diese Granulationen sind eine Wucherung unreifen Bindegewebes, sie bestehen aus Zellen und sind von zahlreichen Gefässen durchzogen. So oft eine Schwangerschaft nach dem Austritt des Eies erfolgt, erreichen die Granulationen unter dem Einfluss des während der Schwangerschaft stattfindenden erhöhten Blutzuflusses zu den Zeugungsorganen eine viel grössere Mächtigkeit als gewöhnlich. Dies ist besonders auffallend beim menschlichen Weibe, bei welchem man desshalb zwei verschiedene Formen gelber Körper, falsche und wahre gelbe Körper, unterschieden hat. Die letzteren sind diejenigen, bei welchen das ausgetretene Ei befruchtet wurde und zur Entstehung einer Schwangerschaft Veranlassung gegeben hat. Allmälig schrumpft der gelbe Körper wieder, und es bleibt zuletzt nur eine Narbe zurück. Die falschen gelben Körper sind schon nach 4 Wochen auf 8—10 Mm. geschwunden und nach mehreren Monaten kaum mehr erkennbar. Die wahren gelben Körper dauern dagegen bis über die Mitte der Schwangerschaft hinaus, sie sind selbst zur Zeit der Geburt noch 6—10 Mm. gross, und ihre Spuren sind noch nach Jahren zu erkennen. Die Veränderungen der Leitungswege während der Brunstzeit betreffen hauptsächlich die weiblichen Organe, und unter ihnen wieder vorzugsweise den Uterus. Die sämmtlichen Gewebsschichten des letztern verdicken sich, die Muskelschichte durch Neubildung von Muskelelementen, die Schleimhaut durch Vergrösserung der eingebetteten Schlauchdrüsen. Das Epithel der Schleimhaut wird abgestossen, indem gleichzeitig kleine Blutgefässe bersten. Es entsteht hierdurch die Brunst- und Menstrualabsonderung, die beim menschlichen Weibe besonders reichlich und bluturtermengt ist, daher sie hier als Menstrualfluss oder Menstrualblutung bezeichnet wird. Der Menstrualfluss ist die hauptsächlichste äussere Erscheinung der Menstruation. Die Menge der abgesonderten Flüssigkeit ist individuell sehr verschieden, gewöhnlich beträgt

sie 100—200 Grm. Das Menstrualblut enthält alle wesentlichen Bestandtheile des normalen Blutes, namentlich auch Faserstoff, und es hat speciell die Eigenschaften des venösen Blutes, nur wird durch den beigemengten alkalischen Schleim sein Gerinnungsvermögen beträchtlich verringert. Eine Menstruation erfolgt nie ohne gleichzeitiges Reifen eines Eichens und Follikels, wohl aber kann es zuweilen geschehen, dass der Follikel nicht platzt, wo dann das Ei aufgelöst und allmälig resorbirt wird. Die Menstruation tritt in ziemlich regelmässigen, bei den einzelnen Individuen nur wenig von einander abweichenden Zwischenräumen ein. Im Mittel beträgt die Periode der Wiederkehr 28 Tage. Diese Zahl ist eine Constante der menschlichen Art, deren Zusammentreffen mit der Dauer des Mondsmonats ein rein zufälliges ist, wie schon daraus hervorgeht, dass die Menstruationen der verschiedenen Frauen auf alle Tage im Monat vertheilt sind.

Der Eintritt der Pubertät zeigt nach Rasse und Individuum sehr beträchtliche Schwankungen, deren Ursachen nur zum Theil ermittelt sind. So verzögern Entbehrungen und körperliche Anstrengungen die Geschlechtsreife, in den Städten stellt sich dieselbe früher ein als auf dem Lande, in den höheren Ständen früher als unter den niederen Volksklassen. In den tropischen Gegenden erfolgt im Allgemeinen der Eintritt der Pubertät früher als in den arktischen Ländern, doch scheint der Einfluss des Klima's nicht so bedeutend zu sein, als man früher annahm. In unsern Gegenden stellt sich nach den statistischen Ermittelungen Hecker's die erste Menstruation in 50 Proc. aller Fälle zwischen dem 16. und 18. Jahr ein, die übrigen 50 Proc. vertheilen sich zwischen dem 10. und 25. Lebensjahr. Die Pubertät des Menschen fällt hiernach im Vergleich mit den meisten übrigen Säugethieren, bei denen sie im 1. bis 4. Jahr einzutreten pflegt, auffallend spät.

Man nahm früher an, dass beim Menschen und auch bei den Säugethieren die Eier erst unter der Einwirkung des Samens, also in Folge der Begattung, zur Lösung gelangten. Die Menstruation aber hielt man für eine Einrichtung, durch welche der menschliche Körper vor der Brunst sich schütze, in ihr sollte der Organismus von einer schädlichen Materie sich reinigen, daher der Ausdruck „Reinigung“. Die Ansicht, dass die Menstruation das Analogon der Brunst sei, und dass nur während der Brunst oder Menstruation Eier reifen und sich lösen, wurde zuerst von mehreren englischen Gelehrten aufgestellt und dann hauptsächlich von Bischoff vertheidigt. Der Beweis für diese Ansicht liegt darin, dass viele Erscheinungen der Brunst und Menstruation übereinstimmen. Namentlich fehlt der Bluterguss bei vielen Säugethieren (besonders den Carnivoren) nicht, und eine förmliche Menstrualblutung findet nach Neubert bei den Affen der alten Welt statt. Ebenso wenig kann der häufige Eintritt der Menstruation, während die Brunst meistens nur 1- bis 2 mal im Jahre erfolgt, als Gegengrund angeführt werden. Bei unseren Hausthieren ist, ohne Zweifel in Folge der Zähmung, ebenfalls der Eintritt der Brunst gehäuft und werden dadurch die Erscheinungen derselben gemildert. Der Mensch ist auch in dieser Beziehung selber ein Hausthier. Dazu kommt endlich die Thatsache, dass bei jeder Menstruation, ebenso wie bei der Brunst, in der Regel ein Ei gelöst wird. Diese Lösung sah Bischoff als das eigentliche Ziel der Menstruation und der Brunst an, wäh-

rend er die Congestion des Uterus nur als eine die Reifung des Follikels begleitende Erscheinung betrachtete. Pflüger hat nun darauf hingewiesen, dass ein nothwendiger Zusammenhang zwischen Eilösung und Menstruation, wie er hiernach vorausgesetzt werden müsste, nicht besteht, da doch öfter eine Menstruation ohne nachweisbares corpus luteum stattfindet; er hat daher eine andere Vermuthung über das Wesen der Menstruation entwickelt. Pflüger weist nämlich darauf hin, dass die Oberflächen pflanzlicher oder thierischer Gewebe verwundet werden müssen, wenn sie mit einander verheilen sollen. Man denke an das Inoculiren der Pflanzen, an das Anfrischen von Haut- und Schleimhauträndern in der operativen Chirurgie. Die Bedeutung der Menstruation könnte nun möglicher Weise darin bestehen, dass sie gewissermassen ein Inoculationsschnitt der Natur zur Anheftung des losgelösten Eichens ist. Für diese Hypothese führt Pflüger an, dass die Menstruation gerade bei denjenigen Thieren beobachtet wurde, bei welchen die Verbindung der Mutter mit der Frucht am festesten ist, und dass bei der Kuh zur Zeit der Brunst der Bluterguss nur aus den uterinen Cotyledonen erfolgt, wo die Anheftung geschieht. Das Zusammenfallen der Eilösung mit der Uterinblutung und das rhythmische Auftreten beider Erscheinungen weist aber auf das Nervensystem als deren gemeinsame Ursache hin. Hier liegt es nun am nächsten, das Reflexsystem zur Erklärung herbeizuziehen. Die Reifung der Eier im Ovarium erzeugt vielleicht reflectorisch eine Congestion im Eierstock und Eileiter, wodurch das Wachsthum der Graaf'schen Follikel, ihr endliches Platzen und die Uterinblutung verursacht wird. Die Periodicität könnte davon herrühren, dass die schwache Erregung der Ovarialnerven eine gewisse Zeit wirken muss, ehe sie vom Rückenmark aus jene Vorgänge auslöst, nach welchen zunächst wieder Ruhe eintritt. Die Langsamkeit dieser Wirkung ist, wie wir in der Physiologie der Centralorgane gesehen haben, durchaus nicht ohne Analogieen *).

§. 148. Begattung und Befruchtung.

Die Befruchtung besteht in der Einwirkung der männlichen auf die weiblichen Zeugungsstoffe. Die Vorgänge, welche die Begegnung der beiderlei Zeugungsstoffe ermöglichen, nennt man Begattung.

Die Befruchtung der Eier setzt, wie schon Spallanzani nachgewiesen hat, die Einwirkung der beweglichen Samenkörperchen voraus. Der Inhalt des unentwickelten Hodens bleibt wirkungslos, regungslos gewordene Samenkörperchen haben ihre Wirkung eingebüsst, ebenso hat die Samenflüssigkeit nach Abfiltrirung von den Samenkörperchen keinen befruchtenden Erfolg. Anderseits muss auch das Ei, wenn es fähig sein soll befruchtet zu werden, sowohl seine Reife erlangt als seine Integrität bewahrt haben. Nach der Lösung des Eies geht sehr schnell dessen Entwicklungsfähigkeit verloren. Die Zahl der Samenkörperchen, die zur Be-

*) Bischoff, Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung etc. 1844. Leuckart, Art. Zeugung in Wagner's Handwörterb. Bd. 4. Pflüger, Untersuchungen aus dem Bonner Laboratorium, 1865.

fruchtung eines Eies erfordert wird, ist jedenfalls eine sehr geringe: Prévost und Dumas fanden z. B., dass beim Frosch 225 Samenkörperchen 61 Eier befruchteten; wenn man nun erwägt, dass dabei jedenfalls nicht alle Samenelemente wirklich in befruchtenden Contact mit den Eiern geriethen, so steht zu vermuthen, dass ein einziges Samenkörperchen zur Befruchtung eines Eies genügen könne. Ebenso ist die Zeit, die zur befruchtenden Einwirkung erfordert wird, eine sehr kurze. Newport setzte Salpeterlösung, welche momentan die Beweglichkeit der Samenfäden aufhebt, zu vorher mit Samen vermengten Froscheiern. Es zeigte sich, dass die Befruchtung noch eintrat, wenn eine fast verschwindende Zeit für die Einwirkung der Samenfäden gelassen war, doch fand dabei selten eine vollständige Entwicklung des Embryo statt. Die wesentliche Bedingung der Befruchtung ist höchst wahrscheinlich das Eindringen der Samenkörperchen in den Ei-Inhalt, das in den verschiedensten Wirbelthierclassen nachgewiesen werden konnte. Dieses Eindringen geschieht bei den meisten Thieren durch den in das Innere des Eies führenden Canal, die Mikropyle. Bei den Säugethieren ist eine Mikropyle nicht mit Sicherheit nachgewiesen, und es ist daher möglich, dass hier die Samenelemente unmittelbar durch die weiche Zone des Eies in dasselbe eindringen. Normaler Weise geschieht die Befruchtung des Eies nur in der Uterushöhle; die Zeit, welche das Ei von seiner Lösung bis zum Eintritt in dieselbe braucht, schwankt beim Menschen nach Sims zwischen 2 und 10 Tagen. Doch kann ausnahmsweise noch vor dieser Zeit schon in dem Eileiter die Befruchtung erfolgen. Ueber die Veränderungen, welche unmittelbar nach dem Eindringen der Spermatozoen in den Dotter in diesem entstehen, besitzen wir bei den Säugethieren und speciell beim Menschen keine Aufschlüsse. Es lässt sich daher nur vermuthen, dass hier ähnliche Erscheinungen, wie sie nach §. 37 bei niedrigeren Thieren nachgewiesen sind, dem weitern Entwicklungsprocess vorangehen.

Die Grundlage der jetzigen Befruchtungslehre wurde schon durch Spallanzani's Versuchen gewonnen, welche den unumstösslichen Beweis lieferten, dass die Samenkörperchen das befruchtende Element seien, und dass der Contact derselben mit dem Ei zur Befruchtung unerlässlich sei. Zugleich erwies er, dass die begleitenden Vorgänge der Begattung hinwegfallen können, indem er weiblichen Thieren in der Brunstzeit Samen injicirte und Befruchtung eintreten sah. Denselben Versuch hat neuerdings Sims beim menschlichen Weibe mit Erfolg ausgeführt. Ein Schritt weiter geschah durch die Entdeckung des Eindringens der Samenfäden in das Ei. Der Erste, der im Kaninchenei Samenfäden auffand, war Barry. Erst später bestätigte Bischoff beim Frosch- und Kaninchenei das Eindringen der Samenfäden in den Dotter. Gleichzeitig wurde in einer Reihe von Thierclassen durch die Bemühungen von Keber, J. Müller, Leuckart, Meissner u. A. die Mikropyle entdeckt. Vielfach war man bemüht, auch an Säugethieren eine solche zu finden, und es sind von van Beneden, Pflüger, Hensen u. A. Beobachtungen mitgetheilt worden, die in der That hierauf hinzudeuten schienen. Doch sind diese Befunde zweifel-

haft, und es handelt sich bei ihnen wahrscheinlich, wie neuerdings v. Beneden selbst hervorgehoben hat, entweder um zufällige Verletzungen oder um Perforationen, welche durch die Spermatozoen selbst erst entstanden. Eine Theorie oder auch nur irgend begründete Hypothesen über die Natur der Vorgänge, durch welche die Samenelemente nach ihrem Eindringen in den Dotter in diesem den Entwicklungsprocess anregen, besitzen wir nicht. (Vgl. §. 88.)

Geschieht die Befruchtung nicht innerhalb der Gebärmutter, sondern im Eileiter oder in der Unterleibshöhle, so entsteht eine Extrauterinschwangerschaft (Ovarial- oder Abdominalschwangerschaft). Gewöhnlich wandert aber hierbei das Ei vom Eierstock der einen zum Eileiter der entgegengesetzten Seite; diese Ueberwanderung kann, wie Kussmaul durch Sammlung mehrerer Fälle gezeigt hat, sowohl durch die Unterleibshöhle wie durch die Uterinhöhle hindurch stattfinden *).

Die Hauptbedingung der Begattung ist die Erection des männlichen Begattungsgliedes. Diese besteht in einer beträchtlichen Volum- und Härtezunahme, in Folge deren der Penis sich aufrichtet. Bei dem Act der Begattung wird aus den weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen eine einzige Leitungsröhre gebildet, die von den Oeffnungen der Samenausspritzungscanäle an durch den in Folge der Erection erweiterten vordern Abschnitt der männlichen Harnröhre bis zu dem gleichfalls reflectorisch erweiterten Muttermund, der meist vom vordern Ende des Gliedes, der Eichel, berührt wird, sich erstreckt. Die Wurzel des Penis wird hierbei fest von der erigirten Clitoris umfasst. Vorzugsweise durch den Druck, den die beiden Erectionsorgane auf einander ausüben, werden sowohl beim Manne als beim Weibe, namentlich beim ersteren, gewisse Reflexbewegungen veranlasst, welche die Ejaculation des Samens und seine Weiterleitung vermitteln. Die glatten Muskeln in den Wänden der Samenleiter und Samenblasen gerathen in peristaltische Contractionen und befördern dadurch den Samen in die Harnröhre, aus welcher er durch rhythmische Contractionen der an die Schwellkörper sich ansetzenden Muskeln (musculi ischio- und bulbo-cavernosi) ausgetrieben wird.

Die Schwellung der erectilen Organe der Geschlechtswerkzeuge, des Penis und der Clitoris, kommt durch eine Bluterfüllung des dieselben zusammensetzenden Maschengewebes zu Stande. Indem die Hohlräume ausgefüllt und ihre Wandungen gedehnt werden, nimmt das ganze Glied beträchtlich an Volum zu und wird steif. Da die Haut auf dem Rücken des Gliedes ziemlich straff ausgespannt ist, so muss in Folge der Volumzunahme der Penis sich aufrichten, indem er zugleich jene gegen die Bauchfläche etwas concave Form annimmt, welche der Form des Scheidencanals entspricht. Dass die Erweiterung der Maschenräume des Penis und der Clitoris

*) Leuckart, Art. Zeugung. Bischoff, Bestätigung des Eindringens der Spermat. in das Ei. 1854. Meissner, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 6. Sims, Klinik der Gebärmutterchirurgie, deutsch von Beigel, 1866. Kussmaul, Mangel, Verkümmerung u. s. w. der Gebärmutter, 1859.

Ursache der Erection ist, beweist schon die Thatsache, dass man am Leichnam durch Injection der Maschenräume von den Gefässen aus Erection hervorbringen kann. Beim Lebenden ist die Bluterfüllung wahrscheinlich eine passive, bedingt durch den Nachlass der Spannung theils der Gefässmuskeln, theils jener glatten Muskelfasern, welche in den Balken der cavernösen Körper sich vorfinden. Eckhard wies nach, dass die Reizung einiger Nerven (nervi erigentes), welche aus dem Hüftgeflecht in das Beckengeflecht übergehen und dann sich zu den cavernösen Körpern begeben, direct diese Bluterfüllung zu Stande bringt, und Lovèn beobachtete, dass bei diesem Versuch die kleinen Arterienäste der Schwellkörper sich erweitern. Die Wirkung, durch die dies geschieht, muss wahrscheinlich als eine Hemmungswirkung aufgefasst werden. Bei der Begattung geschieht die Erection ohne Zweifel durch eine Reflexhemmung, indem die Reizung der zum Rückenmark sich begebenden sensibeln Nerven des Penis reflectorisch die Erregung jener Hemmungsnerven veranlasst. Der ganze Act der Begattung setzt sich übrigens aus einer grossen Zahl von Reflexen, sowohl von Reflexbewegungen als wahrscheinlich von Reflexhemmungen, zusammen. Hieraus erklärt sich die Erschöpfung des Nervensystems, namentlich des Rückenmarks, welche der Act der Begattung, vorzugsweise beim Manne, zur Folge hat.

Man hat früher das Phänomen der durch die Bluterfüllung der cavernösen Körper bedingten Erection meist aus einer Action der musculi ischiocavernosi oder bulbocavernosi abgeleitet. Nach C. Krause wird durch die ersteren der Penis an die absteigenden Schambeinäste gepresst und dadurch die vena dorsalis penis comprimirt, nach Kobelt geschieht die Compression dieser Vene sowie der venae bulbosae unmittelbar durch die Zusammenziehung der musc. bulbocavernosi, deren Sehne die ganze Harnröhrenzwiebel umfasst. Diese Erklärungen werden schon durch die Thatsache widerlegt, dass die Wirkung beider Muskelpaare von unserm Willen abhängig ist, während die Erection ein unwillkürlicher Act ist; ausserdem kann man durch locales Galvanisiren der genannten Muskeln keine Erection hervorrufen. Kölliker kam in Folge der von ihm gemachten Entdeckung glatter Muskelfasern in den Wandungen der Maschenräume auf den Gedanken, es möchte der Act der Erection mehr eine passive Stauung sein, bedingt durch einen Nachlass des Tonus in jenen Muskelfasern. Durch die Beobachtungen von Eckhard und Lovèn wurde dann der Einfluss der Innervation auf den Erectionsvorgang dargethan. Nach den Versuchen von Goltz muss aber das Centrum der Reflexerectionen im Lendenmark liegen, da dieselben nach der Trennung des Brustmarkes noch stattfinden können*).

---

*) Kobelt, die Wollustorgane, 1844. Kölliker, Verhandlungen der Würzburger Gesellschaft, 1851. Eckhard, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie, Bd. 2. Lovèn, Berichte der sächs. Ges. 1866. Goltz, Pflüger's Arch. Bd. 8.

§. 149. Schwangerschaft und Geburt.

Der Eintritt der Schwangerschaft ist durch keine sichern Symptome gekennzeichnet. Erst im Verlauf verräth sich dieselbe durch das Ausbleiben der Menstruation, durch das Wachsen der Milchdrüsen, und manchmal ausserdem durch krankhafte Allgemeinerscheinungen. Keines dieser Symptome ist jedoch constant, auch die Menstrualblutung tritt zuweilen in den ersten Monaten noch ein. Die Ursachen der genannten Schwangerschaftserscheinungen sind zum Theil dunkel. Das Ausbleiben der Menstruation erklärt man daraus, dass der Blutzufluss zu den Genitalien vorwiegend auf die Ernährung des Eies verwendet werde. Manche andere Erscheinungen, wie Erbrechen, Störungen der Circulation und Verdauung, lassen sich aus dem mechanischen Druck, welchen der sich ausdehnende Uterus ausübt, ableiten. Die normale Dauer der Schwangerschaft beträgt 280 Tage (10 Mondsmonate), doch kann die Dauer sowohl eine etwas längere als eine kürzere sein, selbst bei einer Verkürzung dieser Zeit um 2 Monate ist das Kind meistens noch lebensfähig.

Die Geburt kündigt sich an durch den Eintritt der Wehen, meist in regelmässigen Pausen auftretender Contractionen des Uterus, die mit schmerzhaften Empfindungen verbunden sind. Durch diese Contractionen wird der Inhalt des Uterus, das Ei, gegen den Muttermund hin gedrängt. Der Mutterhals verkürzt sich und der Muttermund erweitert sich. Die Eihäute treten als prall gespannte Blase vor den Muttermund: diese Blase platzt endlich, worauf das Fruchtwasser abfliesst und der voranliegende Kindestheil, meist der Kopf, und dann das ganze übrige Kind aus dem Uterus ausgestossen wird. Indem der Uterus in seinen Contractionen fortfährt, löst sich die Placenta von der Gebärmutterwandung ab und wird gleichfalls ausgestossen, die s. g. Nachgeburt.

Nach vollendeter Geburt ist die ganze ihrer Schleimhaut beraubte Innenfläche des Uterus eine Wundfläche, die zuerst blutiges, später eiteriges und zuletzt seröses Exsudat (die Lochien) aussondert und während dessen allmälig heilt, indem sich die verlorene Schleimhaut wieder ersetzt.

Die Bewegung des Uterus bei der Geburt geschieht nach dem Modus der Bewegungen aller Organe mit glatten Muskelfasern; sie geht peristaltisch von der Vagina und dem cervix uteri auf den Uteruskörper über, an welchem sich dicht über dem Fötus eine tiefe Einschnürung bildet. Von dem nervösen Centrum der Bewegung hat man meistens angenommen, dass es in der medulla oblongata liege. In der That machen die schon auf S. 777 angeführten Einflüsse der Verblutung und der Nahrungssuspension dies wahrscheinlich. Ein näheres Centrum für die Uteruscontractionen muss aber im Lendenmark angenommen werden. Denn Goltz beobachtete, dass eine Hündin, bei welcher das Rückenmark in der Höhe des ersten Lendenwirbels vollständig getrennt war, doch trächtig und schwanger wurde und ohne Kunsthilfe Junge zur Welt brachte. Die Bahnen

der Uterusnerven gehen aus dem Rückenmark in den Bauchgrenzstrang über; Reizung des letzteren sowohl wie des Rückenmarks selber, namentlich seines Lenden- und Sacraltheils, erregt daher starke Uteruscontractionen (Spiegelberg u. Schiff). Die Angabe von Kilian, dass auch Reizung des Vagus erregend wirke, konnte Spiegelberg nicht bestätigen; wahrscheinlich sind die in diesem Fall eintretenden Bewegungen durch die Wirkung der Vagusreizung auf die Athmung und den Kreislauf verursacht. Es bewirkt nämlich nicht nur die Athmungssuspension, sondern auch die Abklemmung der direct zum Uterus führenden Gefässe starke Contractionen (Oser u. Schlesinger); der Uterus verhält sich also in dieser Beziehung ähnlich dem Darm (S. 200). Es ist daher möglich, dass auch die Geburtswehen nicht aus einer Innervation durch die Centralorgane, sondern aus der durch locale Circulationsstörung gesetzten Reizung irritabler Gebilde im Uterus abzuleiten sind (Spiegelberg*).

II. Die embryonalen Functionen.

§. 150. Entwickelung des Eies.

1) Erste Veränderungen des befruchteten Eies. Eine der ersten Veränderungen, welche das Ei nach der Befruchtung erfährt, pflegt das Verschwinden des Keimbläschens zu sein. Doch ist es noch zweifelhaft, inwiefern dies ein für die Entwicklung wesentliches Ereigniss sei, da einerseits das Keimbläschen nach einiger Zeit auch dann verschwindet, wenn keine Befruchtung eingetreten ist, und da es anderseits bei gewissen Thieren noch sichtbar bleibt, nachdem die ersten Entwickelungsveränderungen schon eingetreten sind. Gewöhnlich beginnt kurz nach dem Verschwinden des Keimbläschens der Furchungsprocess des Eies, ein endogener Zellenbildungsprocess, welcher als unmittelbare Folge der Befruchtung zu betrachten ist, und welcher, wie früher (§. 37) bemerkt, beim Säugethierei in der Form der totalen Furchung, d. h. an der ganzen Masse des Dotters, vor sich geht. Es entsteht zunächst an Stelle des Keimbläschens ein Kern, der sich theilt, und von dem jede Hälfte eine Hälfte des Dotters um sich sammelt. Der Furchungsprocess schreitet regelmässig nach dem Princip der Zweitheilung vorwärts, der Dotter theilt sich nämlich in zwei Furchungskugeln, jede dieser wieder in zwei, u. s. f. Die Furchungskugeln sind Bruchstücke des Dotters, sie bestehen wie dieser aus einer körnigen

*) Spiegelberg, Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 2. Oser u. Schlesinger, Wiener med. Jahrb. 1872, I. Goltz, Pflüger's Archiv Bd. 9. Vgl. a. §§. 141, 142.

Masse, und jede besitzt einen lichten Kern, aber keine Membran. Erst nachdem der Dotter schon in eine beträchtliche Anzahl von Furchungskugeln zerfallen ist, beginnt an der Peripherie des Eies der Theilungsprocess rascher vor sich zu gehen als im Centrum. Nach einiger Zeit ist daher das ganze Ei in einen Zellenhaufen verwandelt, der aus einer Rindenschicht kleinerer und aus einer centralen Masse grösserer Zellen besteht. Zugleich

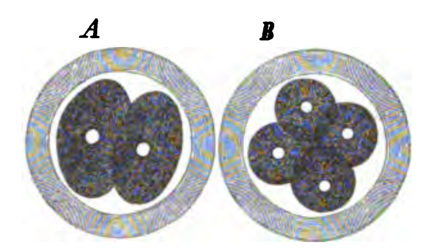


Fig. 162. Furchung des Säugethiereies. A erstes, B zweites Stadium.

beginnt das Ei als ganzes rascher zu wachsen. Es entsteht daher ein Hohlraum im Innern desselben: die bisher solide Kugel wird zu einer Blase (Fig. 163), die aus einer Schichte polygonaler Zellen, der letzten Umwandlungsproducte der peripherischen Furchungskugeln, besteht, und an deren Innenfläche an einer beschränkten Stelle sich eine Anhäufung von grösseren, dem ursprünglichen Zustand der Furchungskugeln näher ge-

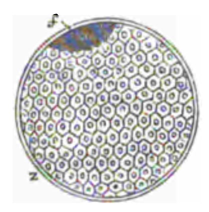




Fig. 163. Keimblase mit Fruchthof.

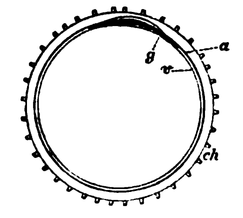


Fig. 164. Bildung des primitiven Chorions.

bliebenen Zellen (f) befindet. Man nennt diese Blase die Keimblase, die Zellenanhäufung an einer Stelle ihrer Peripherie den Fruchthof. Aussen ist die Keimblase noch immer von der ursprünglichen Dotterhaut, der Zona pellucida (z), überzogen. Auf dieser entstehen, während die Keimblase sich bildet, kleine zottige Hervorragungen; übrigens bleiben die Zotten wie die ganze Haut structur- und gefässlos. Diese umgewandelte Zona wird als äussere Eihaut oder auch als primitive Zottenhaut (Chorion primitivum) bezeichnet (ch Fig. 164). Von dem Fruchthof aus beginnt nun eine Scheidung der Keimblase, wodurch dieselbe sich allmälig in zwei in einander geschachtelte Bläschen verwandelt. Man bezeichnet diese zwei

Bläschen als die beiden Blätter der Keimblase und nennt das äussere Bläschen das Ectoderma oder das animale, das innere Bläschen das Entoderma oder das vegetative Blatt (a und v, Fig. 164). Das zweite dieser Blätter spaltet sich in der Gegend des Fruchthofs noch einmal, so dass die Keimblase nun an dieser Stelle drei Schichten besitzt. Man nennt dieses anfänglich auf die Stelle des Fruchthofs beschränkte Blatt, welches zwischen den beiden andern in der Mitte liegt, das mittlere Keimblatt (Mesoderma) oder auch das Gefässblatt (g).

Obige Darstellung der ersten Entwicklungsstufen des Eies ist vorzugsweise den Beobachtungen am Kaninchen- und Hundeei entnommen, mit denen die Entwicklung des menschlichen Eies am meisten übereinzustimmen scheint. Die Entwicklung der übrigen Säugethiereier unterscheidet sich hiervon theils in Bezug auf das Vorkommen des primitiven Chorions, das z. B. dem Reh- und Meerschweinchenei fehlen soll, theils in Bezug auf das relative Wachsthum der beiden Hauptblätter der Keimblase: so wächst z. B. am Rehei das äussere Blatt sehr in die Länge, während das innere Blatt ein kleines rundes Bläschen bleibt; am Ei des Meerschweinchens zeigen nach Kölliker die beiden Keimblätter ein umgekehrtes Lageverhältniss, indem das äussere als vegetatives, das innere als animales Blatt functionirt. Der Ausdruck Blätter für die Schichten der Keimblase rührt von den Eiern mit partieller Dotterfurchung her, bei welchen die ganze Schichtenbildung nur an der Stelle des Bildungsdotters vor sich geht, und wo daher die Schichten als kreisförmige Blätter über einander liegen. Was das Wachsthum des Eies betrifft, so beginnt beim Kaninchenei die Bildung des Fruchthofes schon bei einer Grösse von $1^1/_2$, die Scheidung der Keimblätter bei einer Grösse von 6 Mm. Menschliche Eier aus dem allerfrühesten Stadium der Entwicklung sind noch nicht beobachtet. Reichert und Thomson haben einige Eier, wahrscheinlich aus der 2ten und 3ten Woche der Schwangerschaft, beschrieben, von 5, von 6 und von 12 Mm. Durchmesser. An allen fand sich innerhalb des mit Zöttchen besetzten primitiven Chorions die Keimblase, dagegen nur an den grösseren eine deutliche Embryonalanlage.

Von Pander wurde zuerst die Keimblase in drei Blätter unterschieden, von denen er das obere als seröses, das untere als mucöses und das mittlere als vasculöses Blatt bezeichnete. Aus dem ersteren sollten sich nach ihm das Nervensystem, die Knochen und Muskeln, aus dem zweiten die Darmwände mit ihren Drüsen, aus dem dritten die Gefässe entwickeln. v. Bär und Bischoff schlossen sich im wesentlichen der Ansicht Pander's an, jener nannte zugleich, um die embryologische Function der einzelnen Keimblätter näher zu bezeichnen, das obere das animale, das untere das vegetative und das mittlere das Gefässblatt. Von Remak wurde diese Herleitung der Embryonalgewebe aus den drei Keimblättern in mehrfacher Beziehung berichtigt. Nach ihm bildet sich aus dem oberen Blatt, dass er sensorielles Blatt nennt, das centrale Nervensystem nebst den Sinnesorganen (Auge, Labyrinth, Nasen- und Mundhöhle und die Oberhaut des Körpers mit den Haaren, den Talg- und Schweissdrüsen). Das mittlere Keimblatt, das motorisch-germinative, liefert das Scelet, die Muskeln und ihre Nerven, die musculösen Darmwände, die Geschlechtsdrüsen und Lymphdrüsen, sowie das sympathische Nervensystem. Das untere oder trophische Blatt liefert den Epithelüberzug und die Drüsen des

Nahrungscanals sowie noch die Anhangsdrüsen des letztern (Leber, Pankreas, Lungen, Nieren, Schilddrüse und Thymus). Eine wesentlich neue Anschauung über das Verhältniss der Keimblätter zu einander wurde endlich in neuester Zeit von His entwickelt. Beim Vogelei, auf das sich seine Untersuchungen beziehen, entsteht nach ihm der Dotter bei der Reifung des Eies, indem durch die erhärtete Grenzschichte (Zonoidschichte) des ursprünglichen Dotters, des Hauptdotters, die Zellen der membrana granulosa hindurch wandern und so zunächst den weissen Dotter bilden, dessen Zellen allmälig, indem sie zu kernlosen Blasen werden, in die Elemente des gelben Dotters übergehen. In Bezug auf das unbefruchtete Vogelei stellt sich somit His auf die Seite derer, welche dasselbe theilweise aus dem Inhalt des Follikels herleiten (S. 170), doch sind nach ihm weisser und gelber Dotter eines Ursprungs. Die Zonoidschichte bildet sich zur Dotterhaut um, auf deren Innenfläche die zuletzt eingewanderten Granulosazellen als eine Schale aus weisser Dottermasse den gelben Dotter umgibt. Die durch die Furchung entstandene Keimscheibe des befruchteten Eies liegt nun dicht unter der Dotterhaut und ist mit ihrem Rand dem weissen Dotter aufgelagert, der sich unter ihr theilweise verflüssigt hat und so die Keimhöhle bildet. Die ursprüngliche Anlage der Keimscheibe bildet das obere Keimblatt, aus ihm wächst dann gegen die Keimhöhle hin das untere hervor, der zwischen beiden gelegene Theil des weissen Dotters aber bildet das mittlere Keimblatt. Das letztere nennt H. auch den Nebenkeim (Parablast) im Gegensatz zu dem aus oberem und unterem Keimblatt gebildeten Hauptkeim (Archiblast.) Nur der Hauptkeim, aus welchem sich das gesammte Nervensystem, das Gewebe der glatten und quergestreiften Muskeln, der ächten Epithelien und Drüsen entwickelt, ist somit unmittelbares Product der Zeugung; der Nebenkeim, aus welchem das Blut und die Gewebe der Bindesubstanz hervorgehen, wird, als ein Rest des weissen Dotters, lediglich vom mütterlichen Organismus geliefert. Die Ansichten von Peremeschko und von Waldeyer stimmen vielfach mit His' Auffassung überein; namentlich gestehen auch sie der Einwanderung von Elementen aus dem Follikel eine gewisse Rolle bei der Bildung des Eies zu, doch weichen sie namentlich in Bezug auf die Entstehung des mittleren Keimblattes ab, dessen Bildungselemente sie nicht aus dem weissen Dotter, sondern ebenfalls aus einem Theil der durch die Zeugung entstandenen Furchungskugeln hervorgehen lassen. Noch andere Deutungen geben Kölliker und Götte für die Entwicklung des mittleren Keimblattes. Nach dem Ersteren entsteht dasselbe durch eine Wucherung des Ectoderma, nach Götte durch eine Wucherung des Randes der Keimscheibe, des sog. Keimwulstes*).

2) Entwicklung des Embryo. Die Entwicklung des Embryo beginnt mit Veränderungen des Fruchthofs. Dieser, der anfänglich eine gleichförmige Verdickung der Keimblase darstellt (Fig. 165 f), erhellt sich

*) His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes, 1868. Waldeyer, Eierstock und Ei, 1870. Peremeschko, Wiener Sitzungsber., 1868. Schenk, ebend. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen, 2. Aufl., 1876. Hensen, Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 1875 u. 76.

in seiner Mitte und scheidet sich so in einen inneren hellen Kreis, den hellen Fruchthof (d), und in einen äusseren dunkeln Ring, den dunkeln Fruchthof (e, Fig. 165). In der Mitte des hellen Fruchthofs entsteht ein schmaler dunklerer Streif, der Primitivstreif (f), und zu beiden Seiten desselben erheben sich Längswülste, die Rückenwülste (Fig. 165 B). Zugleich hat der helle Fruchthof seine Form verändert: er ist anfangs oval, später biscuitförmig geworden, der dunkle Fruchthof ist ebenfalls in ein längliches Oval übergegangen. Der Primitivstreif und die Rückenwülste sind Verdickungen des äusseren und mittleren Keimblatts und bilden die Uranlagen des Centralnervensystems und seiner Umhüllungen. Durch die Erhebung der Rückenwülste entsteht zunächst eine Rinne über dem Primitivstreif, und diese Rinne wird dann durch Entgegenwachsen der innern Ränder beider Wülste zu einem Rohr, dem Medullarrohr, geschlossen.

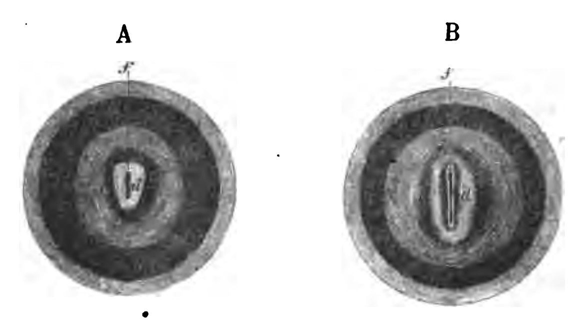


Fig. 165. Erste Entwicklung der Embryo.

In der untern Wand dieses Rohres liegt die Wirbelsaite (Chorda dorsalis). Die innere, dem äussern Keimblatt angehörige Lage des Medullarrohrs ist die Uranlage der Nervenmasse der Centralorgane, aus der äussern dem mittleren Keimblatt angehörigen Lage bilden sich die knöchernen Umhüllungen und die anliegenden Muskeln. Die Wirbelsaite ist die Axe für die sich später bildenden Wirbelkörper. Die Rückenwülste setzen sich nach aussen hin in mässigere Verdickungen, die Seitenplatten oder Visceralplatten, fort. Indem diese Seitenplatten sich nach der Seite ausbuchten, erzeugen sie eine gegen die Höhle der Keimblase offene Rinne, die primäre Leibeshöhle. Später spalten sich die Seitenplatten, an deren Bildung sich alle drei Blätter der Keimblase betheiligen, im mittleren Blatt in zwei, mehr und mehr von einander weichende Schichten, deren äussere zur Leibeswand, deren innere zur Darmwand wird, und die nun die definitive Leibeshöhle zwischen sich haben. Der von der innern Schichte (dem s. g. visceralen Blatt) der Seitenplatten umschlossene Darm ist anfänglich eine gegen die Keimblase offene Rinne: diese schliesst sich allmälig gegen die Keimblase ab und communicirt mit der letzteren, die man jetzt Nabelblase nennt, zuletzt nur noch am Nabel (s. Fig. 168 und

169). Am Kopftheil des Embryo werden die Seitenplatten durch einige quere Spalten in hinter einander gelegene Wülste getrennt, die Visceralbogen (auch Kiemenbogen genannt, Fig. 167 A, v). Im Innern des Embryonalkörpers hat sich während dessen, aus einer Zellenwucherung des mittleren Keimhautblattes hervorgehend, der Anfang des Gefässsystems, der einfache Herzschlauch (d Fig. 166), gebildet; durch das erste embryonale Gefässsystem, das Nabelgefässsystem, setzt sich dieser mit der Keimblase oder Nabelblase (a) in Verbindung. Nach unten vom Herzen, zu beiden Seiten der Wirbelsäule sich erstreckend, erscheinen die beiden Wolff'schen Körper, die Uranlagen des Harngeschlechtsapparats. Nachdem so die erste Anlage für die verschiedenen Systeme gegeben ist, geschieht die Weiterentwicklung nach folgenden Hauptzügen. Die äussere Körperform bildet sich aus, indem die vordere Leibeswand mehr und mehr sich schliesst, während die definitive Form der Mund- und Nasenhöhle unter Schliessung der Visceralspalten sich gestaltet, und indem die schon früher, in der 4. Woche, entstandenen Gliederwülste langsam zu den vier Extremitäten auswachsen. Das Nervensystem sondert sich durch Hervorstülpung am vordern Ende des Rückenmarks in die drei Hirnblasen, Vorderhirn, Mittelhirn und Nachhirn, und in das Rückenmark. Theils durch Ausstülpungen aus dem Gehirn, theils durch Einstülpungen von der äusseren Haut aus entstehen die Sinnesorgane. Das anfangs gerade verlaufende Darmrohr erfährt Knickungen und Windungen und sondert sich in seine einzelnen Abtheilungen; als Ausstülpungen und Wucherungen des Nahrungsschlauchs bilden sich die Verdauungs- und Blutdrüsen sowie der Athmungsapparat. Das Nabelgefässsystem schwindet allmälig, indem eine neue Blutbahn, die Placentarblutbahn (Fig. 167), sich ausbildet, welche das Gefässsystem des Fötus mit demjenigen der Mutter in Verbindung bringt. Diese Blutbahn entsteht aus der vorigen, indem allmälig die Hauptgefässe der Nabelblutbahn verkümmern und dafür Nebengefässe sich zu Hauptgefässen entwickeln. Die Gefässe des Fötus werden nun in dem Nabelstrang, dessen Entstehung auf der unten zu beschreibenden Bildung der Allantois. beruht, nach der Placenta geführt, wo sie mit dem Blut des mütterlichen Körpers in Berührung kommen, und kehren dann theils nach vorherigem Lauf durch die Leber, theils direct zum Herzen des Fötus zurück, um von diesem aus in sämmtliche Körperorgane, unter andern auch in die Lungen, die in dieser Zeit rücksichtlich ihrer Bedeutung für das Gefässsystem sich noch nicht von den übrigen Organen unterscheiden, getrieben zu werden. Der einfache Herzschlauch hat sich bei dieser Ausbildung der Placentarblutbahn zunächst in eine Vorkammer und Kammer geschieden, und die letztere hat sich dann durch eine hereinwachsende Scheidewand in die rechte und linke Kammer getrennt; nur unvollständig getrennt bleiben dagegen während des Fötallebens die beiden Vorhöfe: doch wird trotz der zwischen ihnen bestehenden ovalen Lücke vermöge der Lage der beiden Hauptvenen der Strom des in der oberen Hohlvene aus den Organen des Fötus zurück-

kehrenden Blutes vorzüglich in den rechten Vorhof, der Strom des in der untern Hohlvene aus der Placenta und der Leber zurückkehrenden Blutes vorzüglich in den linken Vorhof gelenkt. Umgekehrt wird das aus der rechten Kammer in die Lungenarterie getriebene Blut in Folge der Verbindung dieser Arterie durch den arteriösen Gang mit der absteigenden Aorta in diese und dann durch die aus ihr entspringenden Nabelarterien in die Placenta getrieben, während das aus der aufsteigenden Aorta kommende Blut den grössten Theil der Organe des Fötus versorgt. Wir haben unten in Fig. 166 und 167 die Umwandlung des Dotterkreislaufs in den Placentarkreislauf etwas näher dargestellt. Der definitive Geschlechts- und Harnapparat entsteht theils zur Seite, theils an der Stelle der früher erwähnten provisorischen Organe, der Wolff'schen Körper, als Anlage der Keimdrüsen und der Nieren, später erst bilden sich die Ausführungsgänge des Geschlechtsapparates (aus den Wolff'schen und Müller'schen Gängen), sowie die Harnblase mit den Harnleitern (letztere beide aus der Allantois, m Fig. 169) und der äussere Geschlechtsapparat. Der äussere Geschlechtsunterschied bildet im 3. Monat sich aus, erst im 8.—9. Monat rücken die Keimdrüsen nach abwärts und treten die Hoden durch den Leistencanal in den Hodensack.

Wir lassen nun einige speciellere Bemerkungen über die Entwicklung der einzelnen Systeme folgen.

1) Nervensystem und Sinnesorgane. Den Primitivstreif betrachtete v. Baer als die Uranlage des centralen Nervensystems und seiner Umhüllungen. Dieser Annahme widersprechen die Untersuchungen von Dursy und Hensen, nach denen die Ausdehnung des Primitivstreifens nach vorn nur bis zur Mitte des Fruchthofes reicht und überdies das Medullarrohr mit den Rückenwülsten gleichzeitig oder selbst vor denselben auftritt. Die drei Hirnblasen wachsen in ungleichem Grad. Das Mittelhirn ist anfangs am grössten und erhebt sich zugleich über die beiden andern, von denen das Vorderhirn nach vorn, das Hinterhirn nach hinten in einem Winkel abfällt. Später wächst die Vorderhirnblase weit beträchtlicher, überwölbt die beiden andern und zerfällt durch eine Querfurche in eine vordere wieder der Länge nach zerfallende Abtheilung, die Hemisphären, und in eine hintere Abtheilung, die Sehhügel. Das Mittelhirn wird zu den beiden Vierhügeln (mit einem Theil der Hirnschenkel), und das Hinterhirn trennt sich durch einen Knick noch einmal in eine vordere Abtheilung, das Kleinhirn, und in eine hintere Abtheilung, das verlängerte Mark. — Zu beiden Seiten der Chorda dorsalis treten kleine viereckige Plättchen auf. Diese wachsen ringförmig um die Chorda herum, sie werden nach ihrer Vereinigung zu den Wirbelkörpern; aus der Masse der Rückenwülste selbst gehen die Wirbelbogen und Fortsätze hervor; diese sämmtlichen Theile sind anfangs knorpelig und ossificiren erst später. Der vorderste Theil der Chorda wird von einem knorpeligen Blastem umwachsen, welches in drei Theile zerfällt und so die Anlage der drei Theile des Primordialschädels darstellt. Diese drei Theile entsprechen nach einander 1) dem Körper des Hinterhauptbeins, 2) dem hintern Keilbeinkörper und 3) dem vordern Keilbeinkörper. Alle übrigen Schädel-

knochen sind nicht knorpelig präformirt, sondern entstehen aus der häutigen Umhüllung der Hirnblasen.

Mit der Bildung des centralen Nervensystems hängt unmittelbar die Entwicklung der Sinnesorgane zusammen. Aus dem Vorderhirn kommt jederseits eine Ausstülpung hervor, die primäre Augenblase; nachdem diese die äussere Haut erreicht hat, bildet sich in der letzteren eine Einstülpung, die in die Augenblase hineinwächst und später sich abschnürt, die Anlage der Linse. Durch diese Einstülpung wird zugleich die vordere Wand der Augenblase selbst eingestülpt bis zum Verschwinden der Höhlung. Es entsteht so die secundäre Augenblase, welche die Form eines Bechers hat, dessen äusserer Ueberzug die Chorioidea ist, während die innere eingestülpte Schichte zur Retina wird. Durch beide Schichten geht anfangs eine Spalte, welche sich auf den Augenstiel fortsetzt: in diese Spalte wächst zunächst die Cutis herein, ebenso kommt durch sie die Centralarterie in den Sehnerven. Sclera und Cornea entstehen aus dem Cutisüberzug. Die Linsenkapsel ist anfangs umschlossen von einem gefässreichen Sack, der mit dem gleichfalls gefässhaltigen Glaskörper zusammenhängt; ein Rest dieser Haut ist die das Sehloch noch lange überziehende membrana pupillaris. Noch mehr als an der Bildung des Auges betheiligen sich an derjenigen des Gehörorgans die äusseren Bedeckungen. Zu beiden Seiten des Nachhirns tritt in der 3. Woche ein Bläschen auf, die Labyrinthblase. Sie ist durch Einstülpung der epidermoidalen Schichte der äussern Haut (ähnlich wie die Linse) entstanden. Dieses Bläschen ist die Grundlage des ganzen häutigen Labyrinths, während die knorpeligen und später verknöchernden Umhüllungen desselben aus dem umgebenden Blastem hervorgehen; aus dem nämlichen bildet sich auch der Hörnerv, der keine Ausstülpung des Nachhirns ist, sondern erst später mit demselben in Zusammenhang tritt. Die äussere Ohröffnung ist der Rest der zwischen erstem und zweitem Visceralbogen bleibenden ersten Visceralspalte. Eine in dieselbe hineinwuchernde Scheidewand wird zum Trommelfell. Die Gehörknöchelchen entstehen durch Wucherung aus dem Blastem des 1. und 2. Visceralbogens, auf einer ähnlichen Blastemwucherung beruht die Bildung der Ohrmuschel. Die erste Anlage des Geruchsorgans bilden zwei Einstülpungen, die primären Riechgruben; sie stehen durch Rinnen, die Nasenfurchen, mit der Mundspalte in Verbindung, später schliessen sich diese Rinnen nach vorn und werden zu den Nasengängen, die, wenn die definitive Mundhöhle sich entwickelt hat, den Nasenrachengang und die untere Partie der Nasenhöhle bilden, während die obere Partie (das Nasenlabyrinth) aus den Riechgruben entsteht. Die sämmtlichen peripherischen Nerven, ausser dem Seh- und Geruchsnerven, entstehen nicht durch Ausstülpung aus dem Centralorgan, sondern wie die übrigen Gewebe an der Stelle ihres Verlaufs durch Differenzirung des embryonalen Blastems. Die Riechkolben wachsen als zwei Ausstülpungen aus der Vorderhirnblase hervor.

2) Nahrungsschlauch. Seine Entwicklung beginnt mit der Bildung des primitiven Darmrohrs. Dieses, hervorgehend aus der Abschnürung des inneren Blatts der Keimblase, steht mit der letzteren noch durch den Nabelblasengang in Verbindung. Der vor diesem gelegene Abschnitt, der Munddarm, sondert sich in Mundhöhle, Speiseröhre und Magen, der hinter ihm gelegene Abschnitt, der Afterdarm, sondert sich in den Dünn- und Dickdarm. Indem das Darmrohr rascher wächst als der Rumpf, bilden sich zahlreiche Knickungen, die

Windungen des Darmrohrs. Durch Ausstülpungen und Wucherungen einzelner Theile des Darms entstehen die Drüsen (Speicheldrüsen, Schilddrüse, Thymus, Leber, Milz) und der Athmungsapparat. Die Trennung der primären Mundhöhle in die definitive Mundhöhle und die Nasenrachenhöhle geschieht durch eine Wucherung, die von der Basis des ersten Visceralbogens (dem s. g. Oberkieferlappen) ausgeht. Diese Wucherung bildet den harten Gaumen, die Nasenscheidewand und den Zwischenkiefer.

3) Gefässsystem. Seine Entwicklung beginnt mit dem Herzen. Dieses ist anfänglich eine solide Zellenmasse. Die innern Zellen werden bald durch Intercellularflüssigkeit getrennt und gehen so in Blutkörperchen über, die äusseren Zellen werden zu den Herzwandungen. Es folgt dann die Ausbildung des Dotterkreislaufs (Fig. 166). Zunächst bleibt der Herzschlauch (d) einfach, die spätere Trennung der Herzabtheilungen wird nur durch die Windungen desselben angedeutet; aus dem vorderen Ende des Herzens geht ein Arterienstamm hervor, der sich rückwärts wendet und in zwei Schenkel, das erste Aortenbogenpaar, theilt. Diese vereinigen sich wieder zu einer einfachen Aorta, welche in die vordern Theile des Embryo Gefässe abgibt und dann weiter unten in zwei längs der Wirbelsäule verlaufende Aeste, die beiden hintern Wirbelarterien, sich spaltet. Später erheben sich hinter dem ersten successiv noch drei weitere Aortenbogenpaare (f), die in den Visceralbögen verlaufen und sich sämmtlich in den Stamm der absteigenden Aorta vereinigen (g). Aus der Aorta und ihren Aesten gehen dann kleinere Zweige (h) zu der Keimblase oder Nabelblase (a) (arteriae omphalo-mesaraicae) hervor, die sich auf dieser zu einem Gefässnetz ausbreiten. Aus der Nabelblase führen zwei venae omphalo-mesaraicae (c), die sich zu einem kurzen Stamm vereinigen, in das hintere Ende des Herzens zurück. In diesen Stamm münden zugleich, jederseits mit einem gemeinsamen Canal, dem ductus Cuvieri, die Venen, die das Blut aus dem Embryonalkörper zurückführen, die vordere und hintere Cardinalvene, sowie die untere Hohlvene. Die Einleitung der Placentarblutbahn (Fig. 167) geschieht durch folgende Veränderungen. Die Nabelarterien verschwinden bis auf eine jederseits (A, k), und auch diese obliterirt später beim Verschwinden der Nabelblase, während sich einer ihrer Zweige zur art. mesaraica entwickelt. Die Wirbelarterien werden, indem der Stamm der absteigenden Aorta (B, q) sich verlängert, zu den art. iliacae. Die aus dem Embryonalkörper hervorwachsende Allantois (A, a) wird die Trägerin der zwei hauptsächlichsten Gefässe, die aus der Spaltung der Aorta hervorgehen, der art. umbilicales (r), welche das Blut des Fötus zu der sich ausbildenden Placenta (B, b) führen. Das in der Placenta arterieller gewordene Blut kehrt in der Nabelvene (c) zurück zum Fötus und vertheilt sich nun in zwei Bahnen: ein Theil geht in die Leber d und dann erst durch die venae hepaticae g in die vena cava inferior h, ein anderer Theil geht durch den ductus Arantii f unmittelbar in letztere Vene und vermischt sich hier mit dem aus den untern Körpertheilen des Embryo zurückkehrenden Venenblut, das aus den Endzweigen s der Aorta hervorkommt. Unterdessen sind auch am Herzen und den aus ihm entspringenden Gefässen grosse Veränderungen vor sich gegangen. Schon während



Fig. 166. Dotterkreislauf.

des Bestehens der Dotterblutbahn hat sich der einfache Herzschlauch in drei hinter einander liegende Abtheilungen, Vorkammer (A, d), Kammer (f) und truncus arteriosus (g) gesondert, der Herzschlauch krümmt sich immer mehr S-förmig, so dass die anfänglich nach oben liegende Kammer nach unten und vorn, die Vorkammer nach oben und hinten zu liegen kommt. Mit der Ausbildung des Placentarkreislaufs wächst nun von der untern Wand der Kammer eine Scheidewand in die Kammerhöhle herein, wodurch dieselbe in die rechte und linke Kammer getrennt wird. Die Trennung der Vorkammern geschieht dagegen nicht vollständig, sondern es bleibt ein eirundes Loch (foramen ovale). Die centralen Enden der hinteren Cardinalvenen schwinden, während die untere Hohlvene sich stärker entwickelt und die mit ihr anastomosirenden peripherischen Theile der Cardinalvenen zu den venae iliacae werden. Das centrale Ende der

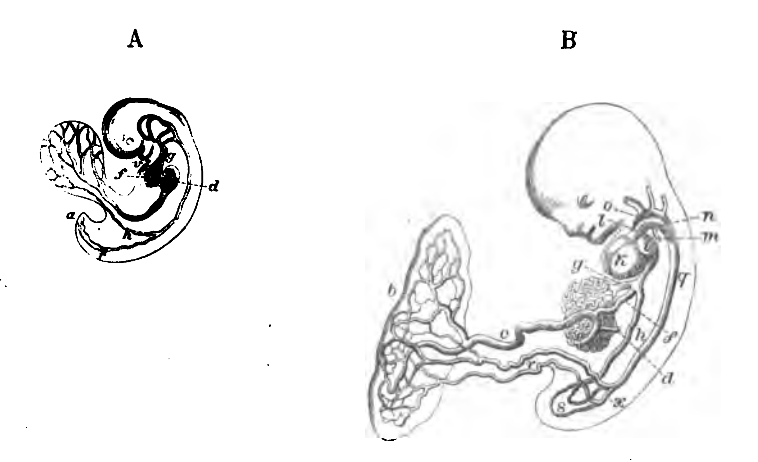


Fig. 167. Placentarkreislauf.

vordern Cardinalvenen und der linke Cuvier'sche Gang obliteriren gleichfalls, während der rechte Cuvier'sche Gang zur oberen Hohlvene wird. Cava superior und inferior münden zuerst noch nahe am Herzen in einen gemeinsamen Venenstamm. Sie trennen sich erst während der Lageänderungen des Herzens und münden nun zunächst einander gegenüber in die Vorkammer ein. Später rückt die Cava superior nach rechts, die Cava inferior behält ihren Platz in der Mitte, der aus ihr kommende Blutstrom wird aber durch die Eustachische Klappe und das tuberculum Loweri nach links abgelenkt, so dass die obere Hohlvene in die rechte, die untere in die linke Vorkammer ihr Blut sendet. Auch der grösste Theil der Aortenbogenpaare obliterirt, während einzelne Aeste derselben erhalten bleiben und zu grossen Gefässen werden: so bildet der erste Bogen Anonyma, Carotis und Subclavia, der zweite wird links zum bleibenden arcus Aortae, während er rechts verschwindet, der dritte sendet jederseits einen Zweig in die Lunge, während der übrige Verlauf rechts obliterirt, links zum ductus arteriosus Botalli wird, der das rechte Herz mit der Aorta verbindet. Der ganze Placentarkreislauf

gestaltet sich demnach folgendermassen (Fig. B): aus der Placenta b strömt das Blut durch die Nabelvene c zur Leber des Fötus, wo es sich mit dem Blut der Pfortader d vermischt; ein kleinerer Theil des Blutes der Nabelvene fliesst durch den ductus venosus Arantii f in die untere Hohlader; das aus der Leber sich sammelnde Blut gelangt ebenfalls durch die Lebervenen g in die untere Hohlader h. Diese bringt das Blut in die beiden Vorkammern i, und zwar um so mehr in die linke, je jünger, um so mehr in die rechte, je älter der Fötus ist. Im rechten Vorhof mischt sich das Blut der untern mit demjenigen der obern Hohlader, im linken Vorhof mischt es sich mit dem Blut der Lungenvenen. Aus den Vorkammern strömt das Blut in die Kammern k, aus der linken Kammer wird es dann in die Aorta adscendens o (die bleibende Aorta), aus der rechten Kammer in die Aorta descendens l (die künftige Lungenarterie) getrieben. Die Aorta adscendens versorgt die oberen Körpertheile, die descendens die Lungen (m der abgeschnittene linke Lungenast) und mittelst des arteriösen Gangs n die untern Körpertheile. Nach der Geburt obliterirt der ductus Botalli n, ebenso der ductus Arantii f, und das eiförmige Loch schliesst sich: damit ist der definitive Kreislauf eingeleitet.

4) Harngeschlechtsapparat. Die primitiven Organe desselben, die Wolff'schen Körper, bestehen aus einer Menge querer Blinddärmchen; ihre Ausführungsgänge münden in das untere Ende der Allantois. Ein Theil des Wolff'schen Körpers versieht die Function der späteren Niere (Urniere), der andere Theil wird zur Bildung der Geschlechtsorgane verwendet. Die bleibende Niere entsteht nach Remak durch Ausstülpung des Darmrohrs, nach Kupffer aus einem eigenen Blastem des mittleren Keimblattes. In sie wächst eine Ausstülpung des Wolff'schen Ganges hinein, die Anlage des Ureters. Die Oberfläche des Wolff'schen Ganges wird von einem Epithel überzogen, welches unmittelbar in das Epithel der Peritonealhöhle übergeht und mit diesem wahrscheinlich vom oberen Keimblatt herstammt: dies ist die Anlage des weiblichen Genitalapparats, indem aus dem innern Theil desselben die Granulosazellen und Eier, aus dem äusseren das Epithel der Tuben und des Uterus hervorgeht. Die Eierstockzellen werden von Bindegewebe (Eierstockstroma) durchwachsen, nach aussen bildet sich, ebenfalls aus bindegewebigem Stroma, ein fadenförmiger Canal, der Müller'sche Gang, die Anlage der Tube. Die beiden Müller'schen Gänge verschmelzen in der Mittellinie und bilden dadurch einen unpaaren Genitalcanal, der sich durch Quergliederung und Erweiterung in Uterus und Scheide ausbildet. Die männliche Keimdrüse, der Hoden, entsteht aus dem Sexualtheil des Wolff'schen Körpers, dessen Canälchen, sich stark verlängernd und schlängelnd, unmittelbar zu den Hodencanälchen werden, die ebenfalls in ein bindegewebiges Stroma hineinwachsen, der nicht umwachsene obere Theil bildet den Nebenhoden, der Wolff'sche Gang aber wird zum vas deferens mit den Samenblasen. Bis zu den Säugethieren herauf sind demnach die Thiere hermaphroditisch angelegt (Waldeyer). Der Urnierentheil des Wolff'schen Körpers verkümmert bei beiden Geschlechtern (Giraldès'sches Organ, Parepididymis), von den Müller'schen Gängen bleibt beim Manne nur der unterste unpaare Abschnitt als Vorsteherdrüsenbläschen (utriculus masculinus, E. H. Weber) zurück, der Rest der Ovarialanlage ist die ungestielte Hydatide (E. Fleischl), beim Weib wird der Sexualtheil des Wolff'schen Körpers zum Rosenmüller'schen Organ oder Parovarium, der Ausführungsgang zum ligamentum teres. Aus ursprünglich

gleichartigen Anlagen entwickelt sich nur der äussere Geschlechtsapparat. Ehe dieser angelegt ist, münden die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen in den Hinterdarm (Cloake). Vor diesem entsteht zuerst ein kleines Wärzchen, das bald zu einem cylindrischen Anhang auswächst (Penis und Clitoris) und an seiner hinteren Fläche eine Längsrinne bekommt (Harnröhre). Zu den Seiten dieses Körpers entstehen ein Paar wulstförmiger Falten, die beim weiblichen Geschlecht offen bleiben (Schamlippen), beim männlichen verwachsen (Hodensack). Erst später bilden sich bei beiden Geschlechtern die Anhangsdrüsen des Geschlechtsapparats, die Prostata, der beim Weib die Schleimfollikel in der Umgebung der Harnröhrenmündung entsprechen, die Bartholini'schen und die Cowper'schen Drüsen.

3) Bildung der Eihüllen. Die ursprüngliche Hülle des Säugethiereies ist die Zona pellucida. Zu ihr tritt auf ihrer Innenseite nach Abschluss des Furchungsprocesses die Keimblase. Die weitere Bildung der Eihüllen geht, gleich der Entwicklung des Embryo, vorzüglich von der Keim-

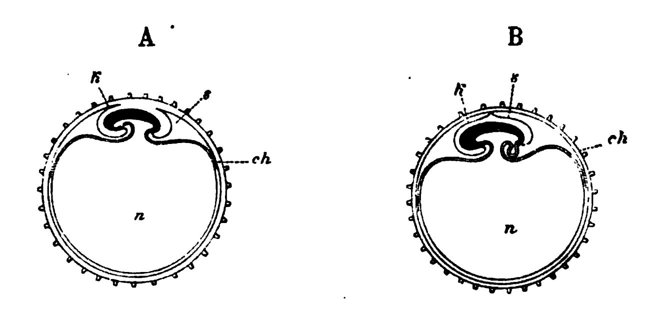


Fig. 168. Abschnürung des Embryo.

blase aus. In dem Maasse als der Embryo wächst, tritt er über die Keimblase hervor. Zugleich trennen sich die beiden Hauptblätter der Keimblase, das äussere und das innere, mehr als bisher von einander, indem der durch das innere Blatt gebildete Sack, die Nabelblase, mehr und mehr sich verkleinert, da er vom Embryo aufgebraucht, vorzüglich zur Bildung des Darms verwendet wird. Der durch das äussere Blatt gebildete Sack hingegen wächst weiter und entfernt sich daher von der Nabelblase. Am Kopf- und Schwanzende des Embryo entstehen in Folge dieses Wachsthums die Kopf- und die Schwanzkappe (k und s Fig. 168, A und B), Duplicaturen, die über den Embryonalkörper herüberwachsen und, indem sie schliesslich in der Mitte verschmelzen, das äussere Blatt der Keimblase in zwei Blätter trennen, deren inneres, den Embryo zunächst umgebendes (k Fig. 169) das Amnion bildet, während das äussere (l) sich an die mit den primitiven Zöttchen versehene Zona pellucida (das sogenannte primitive Chorion) anlegt, um mit ihr das definitive Chorion (p) zu bilden. An diesem gehen die primitiven Zotten verloren, mit Ausnahme einer Stelle, der

Stelle der Festheftung des Eies am Uterus (o), wo die Zotten im Gegentheil unter wesentlicher Mitbetheiligung der sogleich zu beschreibenden Allantois wuchern und den fötalen Theil der Placenta bilden. Das Amnion (k) wächst sehr rasch, so dass der anfänglich vorhandene Zwischenraum zwischen Chorion und Amnion später ganz verschwindet, indem beide Membranen dicht an einander anliegen. In der Höhle des Amnion sammelt sich eine klare Flüssigkeit an, das Schafwasser oder Fruchtwasser. Schon während die Trennung der beiden Blätter der Keimblase von einander erfolgte, ist im untern Theil der Leibeshöhle des Embryonalkörpers, vielleicht durch Ausstülpung aus dem Darmrohr, vielleicht auch durch

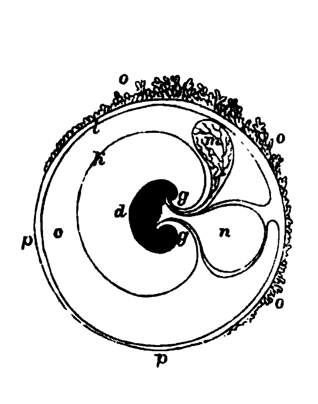


Fig. 169: Bildung der Eihüllen.

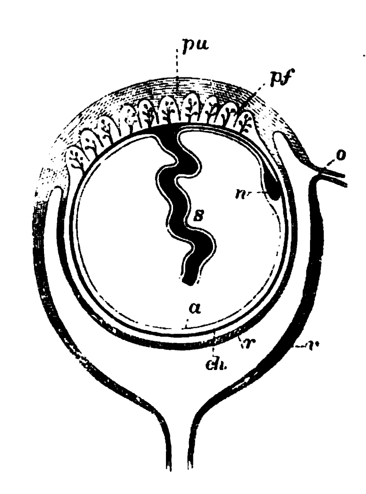


Fig. 170. Schematischer Durchschnitt durch das Ei und seine Hüllen, nach Kölliker.

selbständige Wucherung, eine Blase entstanden, die neben dem untern Ende der Nabelblase in den Raum zwischen dieser und dem Chorion hervorwächst, die Allantois (m). Sie ist die Trägerin der Nabelgefässe. Die Allantois legt sich an die am Uterus festgeheftete Stelle des Chorions an, ihre Gefässe wuchern in die zuvor gefässlosen Zotten des letztern hinein, und sie nimmt so wesentlich Theil an der Bildung der fötalen Placenta. Die Allantois verliert sehr schnell ihre Beschaffenheit als Blase, indem bald nur ihre Bindegewebsschichte mit den Gefässen wuchert, um das Stroma des Nabelstrangs und der Placenta zu bilden, während das Epithel nicht mehr weiter wächst. Der im Embryo bleibende Theil der Allantois gestaltet sich in Harnblase und Urachus um. Die (in Fig. 168 noch das ganze Ei erfüllende) Nabelblase (n) schwindet während dessen immer mehr.

Nach seinem Eintritt in die Uterinhöhle wird das Ei von der Schleimhaut des Uterus umwuchert. Nachdem es dann sich vergrössert hat, so dass es die ganze Uterinhöhle ausfüllt, wird es auch von der die Innenwand des Uterus auskleidenden Schleimhaut überzogen. Auf diese Weise bilden sich die beiden mütterlichen Eihüllen, die man als die hinfälligen Häute, membranae deciduae, bezeichnet und in die äussere hinfällige Haut oder Decidua vera und die innere hinfällige Haut oder Decidua reflexa unterscheidet. Derjenige Theil der Uterinschleimhaut, an welchem das Ei vermittelst der wuchernden Chorionzotten festgewachsen ist, bildet die mütterliche Placenta, man nennt ihn auch Decidua serotina (p u Fig. 170). Bei normaler Lage der Placenta ist dieselbe stets im oberen Theil des Uterus festgeheftet, nahe an der Einmündungsstelle der Tuben (o).

Hiernach besteht das Ei, nachdem es seine definitive Ausbildung gewonnen hat, von aussen nach innen aus folgenden Hüllen: 1) Decidua vera (v). Sie ist die umgewandelte Schleimhaut des Uterus, die ihr Flimmerepithel verloren hat und nur noch wenige Reste von Uterindrüsen enthält; bei dem Wachsthum des Eies wird sie immer dünner, ihr Gewebe besteht neben den Gefässen aus einer amorphen Bindesubstanz. 2) Decidua reflexa (r). Sie geht am Rand der Placenta continuirlich in die Decidua vera über und stimmt in ihrem Bau mit dieser überein, abgesehen davon, dass sie vom 3. Monat an gefässlos ist. 3) Das Chorion (ch) ist eine dünne bindegewebige Haut, ganz gefässlos, ausgenommen an der Placenta, wo sie sich an der Bildung der Placenta foetalis (p f) betheiligt; gegen die Decidua reflexa, an der sie durch spärliche Zöttchen festgeheftet ist, wird sie durch ein Epithel begrenzt. 4) Das Amnion (a) überzieht die ganze Innenseite des Eies und den Nabelstrang.. Es ist eine dünne seröse Haut, an der der Höhlung zugewendeten Seite mit einem einfachen Pflasterepithel bedeckt.

Wir haben die Placenta in eine Placenta foetalis und eine Placenta uterina unterschieden. Bei vielen Thieren lassen sich auch am reifen Ei noch die zwei Placenten mechanisch von einander trennen, am menschlichen Ei sind dagegen beide innig mit einander verwachsen. Die Placenta foetalis besteht aus den Chorionzotten, in welche die Gefässe der Allantois hineingewachsen sind, um sich in ihnen zu einem Capillarnetze aufzulösen. Die Zotten bilden in Gruppen beisammen stehend die sogenannten Cotyledonen, unregelmässig polygonale Lappen, in deren Zwischenräume das Gewebe der mütterlichen Placenta hineinwuchert. Die Structur der fötalen Placenta stimmt im wesentlichen mit derjenigen des übrigen Chorions überein, abgesehen von der durch die Betheiligung der Allantois herbeigeführten Bindegewebs- und Gefässwucherung in den Zotten. Ebenso stimmt der Bau der Placenta uterina mit dem Bau der Decidua überein; ausgezeichnet ist jene nur durch ihren Gefässreichthum und durch das eigenthümliche Verhalten der Gefässe. Die Arterien gehen nämlich nicht in Capillaren, sondern in sinuöse Räume ohne selbständige Wandung über, welche die Zotten umgeben, und aus welchen sich das Blut in das grosse Randgefäss der Placenta (den ringförmigen Sinus) sammelt, aus diesem gelangt es dann in die

Nabelvene. Darnach findet in der Placenta eine sehr bedeutende Erweiterung des Strombettes statt, der eine beträchtliche Verlangsamung des Blutstroms entsprechen muss. Aus diesem Grunde sind auch Circulationsstörungen, Blutstockungen, Apoplexieen in der Placenta nicht selten.

Der Nabelstrang (s Fig. 170) besteht 1) aus der vom Amnion gebildeten Scheide, 2) aus den Nabel- oder Placentargefässen (zwei Arterien und einer Vene), 3) aus einem von der Allantois herrührenden gallertigen Bindegewebe, der Wharton'schen Sulze. Dazu kommen zuweilen noch 4) kleine Dottersackgefässe, die Reste der art. und ven. omphalo-mesaraica. An der Stelle der Einsenkung in die Placenta findet man noch bei der Geburt häufig die rudimentäre Nabelblase (n), Seltener wird das Rudiment des Epithelüberzugs der Allantois als kleines Bläschen in den Nabelstrang eingeschlossen gefunden.

§. 151. Verrichtungen des Embryo.

1) Ernährung. Der Ernährungsprocess des Embryo ist ein möglichst einfacher: er beschränkt sich auf den Stoffaustausch zwischen dem zuerst durch die Dottergefässe, später durch die Placentargefässe zugeführten Blute und den Geweben des Embryonalkörpers. Alle jene Functionen, welche die Aufnahme und Assimilation der Nahrungsstoffe vermitteln, und welche beim Erwachsenen eine so grosse Zahl von Hülfsmitteln erforderlich machen, fallen hinweg. Die Stoffaufnahme des Embryonalkörpers ist, wie wir aus der Gewichtszunahme desselben schliessen können, eine nicht unbeträchtliche. Die aufgenommenen Stoffe werden ihm in dem zugeführten mütterlichen Blute in einer Form dargeboten, in der er sie unmittelbar oder wenig verändert zur Gewebebildung verwenden kann. Der Embryonalkörper verbraucht von denselben nur wenig zur Krafterzeugung; denn seine Wärme erhält er mitgetheilt vom mütterlichen Organismus, und er verliert nichts davon durch Strahlung oder Verdunstung: seine Sceletmuskeln sind fast völlig in Ruhe, nur das Herz beginnt frühe zu arbeiten. Der Zersetzungsprocess im Embryonalkörper ist daher ein sehr langsamer, es wird von ihm wenig Sauerstoff verbraucht, wenig Kohlensäure und Harnstoff ausgeschieden. Zwischen dem Blut der Nabelarterie und der Nabelvene findet sich desshalb nur ein geringer Unterschied, und in der Harnblase des Fötus trifft man keinen oder nur sehr wenig Harn an. Dass übrigens Oxydationen im Embryonalkörper stattfinden, geht daraus hervor, dass nach Compression der Nabelgefässe das Nabelvenenblut bald eine vollkommen schwarze Farbe annimmt, was auf ein Verschwinden seines Sauerstoffgehaltes hindeutet. Wie durch Compression der Nabelgefässe der Oxydationsprocess im Embryonalkörper selbst gehemmt wird und daher der Tod durch Erstickung eintritt, so kann letzterer auch erfolgen, wenn das Mutterthier durch Asphyxie umkommt. In diesem Falle nimmt das Blut des Fötus in der Placenta keinen Sauerstoff mehr auf, sondern es wird demselben umgekehrt durch das Erstickungsblut des mütterlichen Körpers Θ entzogen (Zuntz). Länger als nach Erstickung des Mutterkörpers durch Θ-Entziehung bleibt daher nach Kohlenoxydgasvergiftung desselben der

Fötus am Leben, da das CO-Hämoglobin keinen Sauerstoff absorbirt (Högyes). Wie übrigens der Fötus durch die Langsamkeit seines Stoffwechsels niedrigeren Lebensformen gleicht, so auch durch seine Lebenszähigkeit. Nicht nur bei der Erstickung, sondern auch bei andern Todesarten des Mutterthiers kann der Embryo dasselbe kürzer oder länger überleben; namentlich Reflexreizbarkeit und Herzschlag können zuweilen mehrere Stunden noch andauern (Pflüger und Zuntz).

Die Trennung der einfachen Embryonalernährung in die verschiedenen Ernährungsfunctionen des ausgebildeten Organismus vollzieht sich im Moment der Geburt. Eingeleitet wird jene Trennung durch das Auftreten der Lungenathmung. Die Athmungsbewegungen beginnen in dem Momente, in welchem der Embryo vom mütterlichen Organismus getrennt wird, ob die Geburt rechtzeitig oder vorzeitig erfolgen möge, ein Beweis, dass in den jene Trennung begleitenden Umständen die Ursache zur Anregung der Athembewegungen gegeben ist. Ohne Zweifel ist es die Sauerstoffabnahme und Kohlensäurezunahme des Blutes in Folge der unterbrochenen Blutzufuhr durch die Nabelgefässe, die als ein Reiz auf das Athmungscentrum im verlängerten Mark wirkt. Ausserdem scheint in dem Eindringen der Luft in die Athmungswege ein weiteres Moment zur reflectorischen Anregung jenes Athmungscentrums gelegen zu sein, da die Athembewegungen intensiver werden, nachdem die Eihäute geöffnet sind *).

2) Animale Verrichtungen. Die Functionen des animalen Lebens, Körperbewegung, Sinnesempfindung, psychische Thätigkeit, sind selbst beim ausgebildeten Embryo auf ein Minimum beschränkt. Bewegungen der Extremitäten führt derselbe dann und wann aus. Unter den Sinnen ruhen Auge und Ohr und ohne Zweifel auch Geruch und Geschmack völlig, die einzigen Perceptionen scheinen dem Sensorium durch den Tastsinn und durch die mit den Muskelbewegungen verknüpften Innervationsgefühle zugeführt zu werden. Beide zusammen vermitteln aber bereits die primitivsten Raumvorstellungen, welche der Neugeborene zur Welt mitbringt. Aeusserst schwach scheinen ferner aus Mangel an erregenden Ursachen die Gemeingefühlsempfindungen des Fötus zu sein; diese steigen dann bedeutend im Moment der Geburt. Namentlich auf Kälte- und Wärme-, sowie auf Geschmackseindrücke reagirt der Neugeborene theils durch mimische Bewegungen, theils durch Gefühlslaute **).

---

*) Schwarz, die vorzeitigen Athembewegungen, 1854. Zweifel, Archiv f. Gynäkologie Bd. 9. Pflüger, Archiv für die gesammte Physiologie, Bd. 1 und 14. Zuntz, ebend. Bd. 14. Högyes, ebend. Bd. 15.

**) Kussmaul, Untersuchungen über das Seelenleben des neugeborenen Menschen, 1859.

Sach-Register.

Autoren-Register.

Druckfehler.

Seite 59 Zeile 6 von unten statt a) lies 6).

» » » 3 » » » 6) » 7).

» 69 » 22 » oben » Tuluol lies Toluol.

» 74 » 16 » » ist die Formel für Benzoylglycin (Hippursäure) zu schreiben: $C_2\, H_3\, O_2.\ C_7\, H_5\, O.\ NH = C_9\, H_9\, NO_3$.

» 77 » 5 » unten ist die Formel der Tartronylcyansäure zu schreiben: $C\, H.\ (C\, O)_2.\ (NH.\ C\, N)_2.\ H\, O$.

» 142 » 3 » » statt Frenkland lies Frankland.

» 184 » 4 » » » Permatulidenstammes lies Pennatulidenstammes.

» 222 » 3 » » » Burkhart lies Burkart.

» 258 » 8 » oben » Dänhardt lies Dähnhardt.

» 259 » 20 » unten » » » »

» 308 » 1 » » » E. u. W. Weber lies E. H. u. W. Weber.

» 377 in der Figurerklärung statt Anführungsgang lies Ausführungsgang.

» 603 ist die Ueberschrift der Gesichtssinn mit Ziffer 2 statt 3 zu versehen.



